



This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

### Usage guidelines

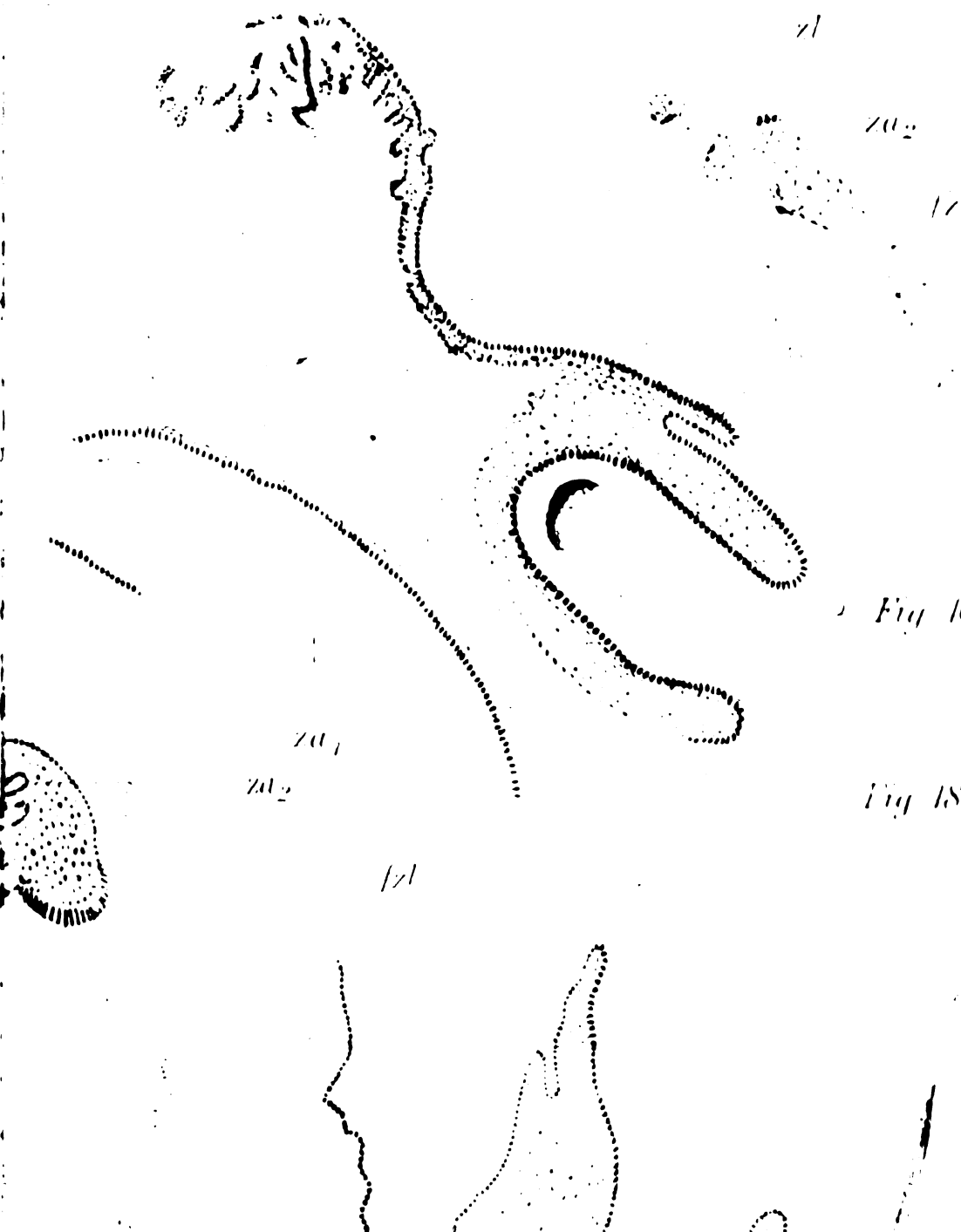
Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

- + *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
- + *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
- + *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
- + *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

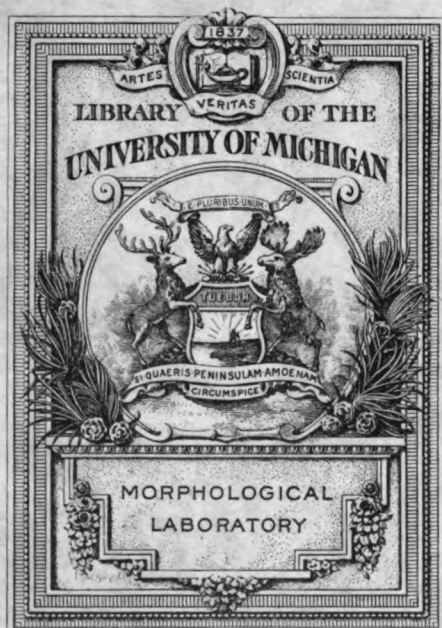
### About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at <http://books.google.com/>



# *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*

Medizinisch-naturwissenschaftliche Gesellschaft zu Jena













Jenaische Zeitschrift

für

1873/4

# NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

**medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft  
zu Jena.**

---

**Achtundzwanzigster Band.**

Neue Folge, Einundzwanzigster Band.

**Mit 29 lithographischen Tafeln und 37 Abbildungen im Texte.**



**J e n a ,**

**Verlag von Gustav Fischer  
1894.**



# Inhalt.

---

	Seite
REH, DR. LUDWIG, Die Gliedmaßen der Robben. Mit Tafel I .	1
SASSAKI, PROF. DR. CHIUSJO, Untersuchungen über <i>Gymnosphaera</i> albida, eine neue marine Heliozoe. Mit Tafel II . . .	45
WENDT, GUSTAV, Über den Chemismus im lebenden Protoplasma	53
KÜCKENTHAL, WILLY, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen am Pinnipediergebisse. Mit Tafel III und IV . . . .	76
OSWALD, AD., Der Rüsselapparat der Prosobranchier. Mit Tafel V und VI und 11 Abbildungen im Text . . . . .	119
GRAY, ARNOLD, Beiträge zur Kenntnis der Exkretionsorgane von <i>Nephelis vulgaris</i> . Mit Tafel VII—X . . . . .	163
STAUFFACHER, HEINRICH, Eibildung und Furchung bei <i>Cyclas</i> <i>cornea</i> L. Mit Tafel XI—XV und einer Abbildung im Text . . . . .	196
SCHAEPPÉ, TH., Das Chloragogen von <i>Ophelia radiata</i> . Mit Tafel XVI—XIX . . . . .	247
DRÜNER, L., Beiträge zur Kenntnis der Kern- und Zellendegene- ration und ihrer Ursache. Mit Tafel XX—XXI . . .	294
V. LINSTOW, Helminthologische Studien. Mit Tafel XX—XXIII	328
GOTTSCHALDT, ROB., Die Synascidien der Bremer Expedition nach Spitzbergen im Jahre 1889. Mit Tafel XXIV und XXV	343
KELLER, JACOB, Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Süß- wasserturbellarien. Mit Tafel XXVI—XXIX . . . .	370
GILCHRIST, JOHN D. F., Beiträge zur Kenntnis der Anordnung, Correlation und Funktion der Mantelorgane der Tecti- branchiata. Mit 21 Figuren im Text . . . . .	408
SAMPSON, LILIAN V., Die Muskulatur von <i>Chiton</i> . Mit 4 Figuren im Text . . . . .	460
DRÜNER, L., Zur Morphologie der Centralspindel . . . . .	469
WALTHER, JOHANNES, Jahresbericht der Medizinisch-naturwissen- schaftlichen Gesellschaft zu Jena für das Jahr 1893 . .	475



# Die Gliedmaßen der Robben.

Von

Dr. Ludwig Beh.

Hierzu Tafel I.

Seitdem uns DARWIN das Verständniss für die mannigfaltigen Formen, die uns in der organischen Welt entgegentreten, ermöglicht hat, bildet die Untersuchung der Anpassungserscheinungen wohl den interessantesten Teil der bionomischen<sup>1)</sup> Morphologie. Bei den Pflanzen, wo die betreffenden Verhältnisse mehr ins Auge fallen und leichter zu beobachten sind, waren und sind sie noch Gegenstand eifriger Forschung. Infolgedessen hat auch dieser Teil der Botanik große Fortschritte zu verzeichnen. Anders bei den Tieren. Hier entziehen sich gerade die bionomischen Beziehungen mehr der direkten Beobachtung und sind um so schwieriger festzustellen, je höher wir in der Tierreihe emporsteigen, d. h. je verschiedenartiger und verwickelter sich die Lebensbedingungen gestalten. So sind von der großen Masse der speziell angepassten Säugetierformen, von den laufenden, springenden, schleichenden, kletternden, grabenden, fliegenden, schwimmenden eigentlich nur die letzteren auf ihre Anpassungserscheinungen hin genauer untersucht worden und von ihnen eingehender nur die Wale, die daher auch durch die Arbeiten von LEBOUCC, RYDER, WEBER und KÜKENTHAL unserem Verständnisse näher gerückt

1) Um Mißverständnissen vorzubeugen, wähle ich statt des verschieden verstandenen Wortes „Biologie“ bzw. „biologisch“ das von HÜCKEL vorgeschlagene „Bionomie“ bzw. „bionomisch“, das dann also etwa bedeuten würde die Lehre von den Lebensverhältnissen der Tiere in Bezug auf die sie umgebende organische und anorganische Außenwelt.



sind. Wenn auch die genannten Autoren in betreff der Phylogenie der Wale noch nicht in allen Punkten übereinstimmen, so scheint es doch kaum noch einem Zweifel zu unterliegen, daß wir sie zu betrachten haben als die Nachkommen von Landsäugetieren und nicht, wie LEBOUcq will, als direkt abzuleiten von den ältesten, im Wasser lebenden Vorfahren der Säugetiere.

Das Verständnis für so einseitig angepaßte Formen wird natürlich in hohem Grade gefördert durch die Kenntnis der Übergangsformen, der amphibisch lebenden Säuger. Unter diesen bieten wieder gerade die Robben eine Menge eigentümlicher Verhältnisse dar; und so sind bei den Untersuchungen über die Herkunft der Wale vorwiegend sie in den Kreis der Betrachtungen gezogen worden. Durch die vielen Arbeiten, die in den letzten Jahrzehnten über sie veröffentlicht wurden, ist ihre Organisation uns ziemlich bekannt. Dennoch bieten sich der näheren Forschung noch manche zweifelhafte Punkte. Einer der in den letzten Jahren am meisten besprochenen ist die Auffassung ihrer Gliedmaßen, bezw. der lappenartigen Fortsätze, die sich an sie ansetzen. Einen Beitrag zu liefern zur Kenntnis und zum Verständnis dieser Organe, soll der Zweck vorliegender Arbeit sein.

## II. Umwandlung der Gliedmaßen der amphibisch lebenden Säuger.

Die Umwandlungen, welche die Gliedmaßen von Tieren, die vom Leben auf dem Lande zu dem im Wasser übergehen, erfahren; sind in ihren Grundzügen schon öfters untersucht und festgestellt worden. Dennoch dürfte es sich empfehlen, kurz auf sie einzugehen und sie zu vergleichen mit den Verhältnissen, die uns bei den eigentlichen Landtieren entgegentreten <sup>1)</sup>.

Bei letzteren wirken die Gliedmaßen pendelartig, durch ihre Schwingungen den Körper vorwärts schiebend. Je länger daher ihre Radien, d. h. ihre frei beweglichen Teile, um so leichter und fördernder wird die Bewegung sein. Wir finden infolgedessen das Streben, einerseits die freien Gliedmaßen, soweit es die übrigen

---

1) Nach Fertigstellung des Manuskripts kam mir ein Aufsatz von WERNER: „Zoologische Miscellen“ (Biol. Centralbl. Nr. 9 u. 10, 1892) in die Hände, in dem ich zu meiner Freude mit den meinigen sehr übereinstimmende Ausführungen über denselben Gegenstand fand.

Körpverhältnisse erlauben, zu verlängern, andererseits den in den Körper eingeschlossenen Teil soweit zu verkürzen, als es die hier ansetzenden oder entspringenden Muskeln gestatten.

Von Vorteil ist natürlich auch eine möglichst gleichmäßige Verteilung des Körpergewichtes auf beide Gliedmaßen oder, was dasselbe ist, ihre möglichst gleichmäßige Ausbildung. Dann erfordert es diese Art der Bewegung, daß die Gelenke möglichst vereinfacht und zugleich möglichst fest werden, Spielraum für die hier zusammenstoßenden Knochen nur in einer, meist der longitudinalen Richtung gestattend. Die Folge ist Verminderung der Carpal- und Tarsalgelenke, die ihren höchsten Grad bei den Huftieren erreicht, und Ausbildung der übrigen zu Winkel- oder Charniargelenken mit transversaler Achse. Hand in Hand mit der Vergrößerung der Laufgeschwindigkeit geht weiterhin die Verkleinerung der den Erdboden berührenden Fläche. Erreicht wird sie durch Verminderung der Zahl und Erheben auf die äußerste Spitze der Zehen. Die schlechtesten Läufer sind die Sohlengänger mit der normalen Zahl von Zehen, schon bessere die Zehengänger mit meist verminderter Anzahl, die besten schließlich die Huftiere, besonders die Ein- und Zweihufer.

Bei den schwimmenden Sängern muß die Umbildung der Gliedmaßen im allgemeinen gerade den umgekehrten Weg einschlagen. Hier müssen sie wirken als einarmige Hebel: den festen Punkt bildet das distale Ende, die bewegende Kraft: der Muskelzug und den zu bewegenden Gegenstand, die Last: der Körper, der in dem, starken Widerstand leistenden Wasser vorwärts geschoben werden soll. Es ist klar, daß infolgedessen die Gliedmaßen verkürzt werden müssen. Je länger sie sind, um so weiter vom Körper entfernt muß entweder die Ansatzstelle der Muskeln sein oder um so stärker und massiger müssen letztere werden. Ersteres würde die Schwimmfähigkeit außerordentlich beeinträchtigen, letzteres das spezifische Gewicht des Körpers bedeutend vermehren. Natürlich muß und darf die Verkürzung der Gliedmaßen nur deren Achse treffen. In der That zeigt sie sich am auffallendsten an Femur und Humerus, die meist vollständig im Leibe stecken, wodurch noch ihre Muskelmassen an eine für die Fortbewegung minder hinderliche Stelle übergeführt werden. Die Verkürzung von Vorderarm und -bein darf nicht so sehr bedeutend sein, da hier ja alle die Muskeln entspringen, die Hand und Fuß bewegen, also gerade bei schwimmenden Tieren so sehr in Betracht kommen. Immerhin ist auch sie noch sehr beträcht-

lich und bei manchen Wassersäugern sind diese Skeletteile ebenfalls ganz oder doch teilweise im Körper eingeschlossen.

Die distalen Ausbreitungen der Gliedmaßen, Hand und Fuß, müssen dagegen eine beschränkte Vergrößerung erfahren und zugleich eine rückläufige Umwandlung nach der Flosse der Fische hin. Die Vergrößerung muß sich natürlich ebensowohl auf die Länge als auf die Breite erstrecken. Erstere, die Verlängerung, wird erreicht durch Verlängerung der einzelnen Glieder, speziell der Phalangen, durch ihre Vermehrung und, nach der Ansicht der meisten Autoren, durch knorpelige Anhänge an Fingern und Zehen bei manchen Robben. Die Verbreiterung wird herbeigeführt durch Abplattung der Phalangen, durch größere Spreizbarkeit der Finger und Zehen oder, bei den Walen, durch Vermehrung dieser und durch Ausbildung von Schwimmhäuten.

Je ausschließlicher sich Tiere im Wasser aufhalten, um so mehr verlieren ihre Gliedmaßen die Bedeutung von Stützorganen, denn nun trägt sie ja das Wasser selbst. Die Folge davon ist, daß die Gelenke des Gliedmaßenstammes minder fest und straff werden. Ebenso erfordert die neue Thätigkeit der Gliedmaßen als Ruder- und Steuerorgane eine außerordentliche Beweglichkeit dieser Gelenke. In der That finden wir ihre Form sich sehr derjenigen der Kugelgelenke nähern: Sattelgelenke sind schon außerordentlich häufig. Zugleich sehen wir, zur Ermöglichung mannigfaltiger Bewegungen, auch die Carpal- und Tarsalgelenke wieder sehr zusammengesetzt und verwickelt werden, während sich die Gelenke der Phalangen sehr vereinfacht, spaltförmig, gestalten, da Hand und Fuß als Schaufel wirken, mithin wohl elastisch, aber nicht biegsam sein dürfen.

Nach dem Prinzipie des Schwimmens der Fische müssen wir erwarten, daß sich gerade die Hinterbeine ihrer neuen Thätigkeit am meisten anpassen und daß sie aus ihrer seitlichen Stellung mehr in eine endständige übergehen. Die Vorderbeine setzen durch ihren Gebrauch als Greiforgane den Umwandlungen zur Flosse natürlich größeren Widerstand entgegen.

Sehen wir nun, wie sich zu diesen theoretischen Erwägungen die thatsächlichen Befunde bei den Wassersäugern verhalten, wobei wir jedoch die hierher gehörigen Hufthiere unberücksichtigt lassen wollen, da sie ganz besondere Anpassungserscheinungen darbieten.

Am leichtesten festzustellen und vielleicht auch am interessantesten ist die Ausbildung der Schwimnhaut, deren Haupttypen

schon kurz von KÜKENTHAL (28) zusammengestellt worden sind. Dennoch glaube ich auf sie näher eingehen zu dürfen.

Ein gänzlichcs Fehlen der Schwimmhaut konnte ich bei im Wasser lebenden Säugetieren nur bei *Scalops*, *Arvicola amphibius* und *Crossopus* feststellen. Bei letzterer treten an ihre Stelle Schwimmborsten, die den Raum zwischen den Zehen ausfüllen. Das Fehlen auch dieser bei den beiden ersteren dürfte wohl zu erklären sein durch ihre gleichzeitig grabende Lebensweise. — An beiden Gliedmaßenpaaren ziemlich gleichmäßig ausgebildet finden sich Schwimmhäute bei den Säugern, die sich sehr wenig im Wasser aufhalten, wie bei *Cynogale*, *Ursus maritimus* und, ein sehr interessantes Vorkommen, dem Neufundländer Hunde. Bei der großen Mehrzahl der amphibisch lebenden Säuger, bei denen also, deren Aufenthaltsort fast ebensoviel das Wasser als das Land ist, tragen nur die hinteren Gliedmaßen Schwimmhäute, wie bei *Castor*, *Hydromys*, *Fiber*, bei dem noch Schwimmborsten dazu kommen, *Myopotamus* und *Chironectes*.

Bei den Säugetieren endlich, deren Leben sich größtenteils im Wasser abspielt, und vor allem bei denen, die als Raubtiere ihre Nahrung auch vorwiegend im Wasser aufsuchen müssen, sind Schwimmhäute an beiden Gliedmaßenpaaren wohl entwickelt, aber die der hinteren weit stärker. So bei *Myogale*, das ebenfalls noch Schwimmborsten besitzt, bei *Hydrochoerus*, *Putorius lutreola* und seinem amerikanischen Verwandten *P. vison*, *Lutra*, *Enhydra* und endlich den Robben.

Wie der Natur aber überall verschiedene Mittel und Wege zu Gebote stehen, den gleichen Zweck zu erreichen, so müssen wir auch hier erwarten, Abweichungen von der eben aufgestellten Reihenfolge vorzufinden. So sehen wir bei *Ornithorhynchus* gerade an den vorderen Gliedmaßen die entwickelteren Schwimmhäute und die größere Umbildung. Und bei den Walen und Sirenen sind überhaupt nur diese noch vorhanden, während die hinteren bis auf zwei lose im Fleische steckende Beckenknochen völlig verschwunden sind. Eine Erklärung für so abweichende Befunde mag darin zu suchen sein, daß hier der Schwanz, wenn auch in verschiedenem Grade, beim Schwimmen die Stelle der hinteren Gliedmaßen vertritt.

Wie wir sahen, ist schon bei einem großen Teile der eben angeführten Tiere ein Unterschied in der Ausbildung der beiden Gliedmaßenpaare vorhanden und zwar zu Gunsten der hinteren, der Hand in Hand geht mit der Ausbildung der Schwimmhaut.

Gleichen Schritt damit hält auch die Vergrößerung von Hand und Fuß durch Verlängerung und Verbreiterung.

Auch die Verkürzung der Gliedmaßen insgesamt ist überall deutlich zu beobachten, mit Ausnahme der des Neufundländer Hundes und des Eisbären. Bei beiden ist dies nicht auffallend.

Weniger oft dürfen wir erwarten, einen außergewöhnlich großen Teil der Gliedmaßen im Körper eingeschlossen zu finden. Für alle Tiere, die noch mehr oder weniger auf das Land angewiesen sind, müßte dies außerordentlich ungünstig sein. Wir dürfen danach also nur bei den Tieren suchen, bei denen das Wasser das hauptsächlichste Lebenselement bildet, bzw. ihnen die Nahrung liefert. Außer bei den Robben ist dies in höherem Maße nur bei der Seeotter der Fall und bei ihr zeigen denn auch besonders die Hintergliedmaßen eine außerordentliche Annäherung an die jener.

Dasselbe gilt für die vorwiegend den Robben zukommende Schläffheit und Beweglichkeit der Gelenke der Gliedmaßenachse, die für alle sich noch wesentlich auf dem Lande bewegenden Tiere eine Unmöglichkeit wäre. Dagegen sind die Gelenke der Gliedmaßenspreite bei den Robben schon fast rein spaltförmig und bei den Sirenen und Walen sind überhaupt keine Gelenke mehr in Funktion.

Was nun schließlich die Wanderung der Hintergliedmaßen nach dem hinteren Körperende zu anlangt, so ist sie aus leicht einzusehenden Gründen so schwierig festzustellen, daß wir nicht hoffen dürfen, sie überall leicht wahrnehmen zu können. Dennoch glaube ich sie bei *Lutra*, *Hydromys*, *Fiber* schon mehr oder weniger deutlich vorzufinden. Völlig ausgesprochen ist sie schon bei *Enhydra* und *Ornithorhynchus*; ihren höchsten Grad erreicht sie bei den Robben, speziell den eigentlichen Seehunden.

### III. Die Endlappen an den Gliedmaßen der Robben.

Oben sind schon kurz die eigentümlichen Anhänge erwähnt, die wir bei Robben an den Enden der Finger und Zehen vorfinden, und die durch Verlängerung dieser, nach der Ansicht der meisten Autoren, dazu dienen sollen, auch die Schwimmhaut zu verlängern. Sie wären also zu betrachten als Anpassungen an das Wasserleben.

Auf Grund dieser Annahme hat sich über ihre morphologische und phylogenetische Bedeutung eine lebhafte Diskussion von allgemeinerem Interesse entsponnen, die auch mich veranlaßte, näher

auf diese Organe, die ich der Kürze wegen mit dem indifferenten Namen „Endlappen“ bezeichnen möchte, einzugehen und sie zum Gegenstande einer eigenen Untersuchung zu machen.

Hervorgerufen ward die Streitfrage durch eine fast gleichzeitig von J. A. RYDER und M. WEBER aufgestellte Hypothese. Beide suchen die Hyperphalangie der Wale zu erklären durch segmentale Verknöcherung der, wie angenommen wird, knorpeligen Achsen der Endlappen der Otariiden.

Zuerst wurde diese Theorie veröffentlicht von J. A. RYDER in einem Aufsätze: „On the genesis of the extra terminal phalanges in the Cetacea“ (15). RYDER sucht sie durch folgende Gründe zu stützen: „That the digits of the Cetacea develop as part of the continuous blastema of the embryonic appendicular skeleton as in other vertebrated animals, there can be no doubt. That the joints and segments of their limbs also become gradually defined in serial order from the shoulder and hip girdles outward, also admits no doubt. In like manner there can be no doubt of the fact that the cartilaginous extensions of the ungual phalanges of pinnipeds are a part of the original blastema from which the ossified portions of the skeleton of the limbs of these animals have developed.“

Daß die beiden ersten Behauptungen richtig sind, unterliegt keinem Zweifel. Daß aber die letzte Behauptung nicht richtig ist, wenigstens nicht in dem Sinne RYDERS, glaube ich später nachweisen zu können.

Großen Wert legt RYDER dann auf die Thatsache, die er feststellen zu können glaubt, daß nämlich die distalen Phalangen später verknöchern als die drei proximalen, die zusammen mit dem Carpus verknöchern sollen. An sich schon sehr unwahrscheinlich, wurde diese Behauptung durch KÜKENTHAL (27) auf das bestimmteste zurückgewiesen, nach dessen Beobachtungen die Phalangen einfach nacheinander, in der Reihenfolge vom Metacarpale zur Endphalanx verknöchern, ohne irgend welche Unterbrechung. Dasselbe ergaben die Untersuchungen LEBOUQES (21). Damit fällt auch die weitere Behauptung RYDERS, „that the extra terminal phalangeal segments of the Cetacea have been added to the digits of the manus since the three proximal ones have been formed, which are normally characteristic of the digits of other mammals“.

RYDER fährt dann fort: „In some of the existing seals these cartilaginous prolongations of the ungual phalanges are long

enough in the pes to afford the basis for three new and additional segments to each digit, as long as the three normally developed in each toe."

Ich glaube nicht, daß diese Thatsache irgendwie von Belang ist, ebensowenig wie die folgende: „The proof that the extra terminal segments of the digits of the cetacean manus have been added distally, is the fact that the structure of the carpus is not, in any essential feature, different in structure from that of other mammals as far as the presence of elements normally formed is concerned."

Auch folgende Überlegung scheint mir keinen genügenden Beweis zu liefern: „The second fact of importance is the circumstance that when a limb is in its primitive cartilaginous condition it always developed its segments from its axial end towards its peripheral end in serial order. The basis for the extra terminal segments was first developed through the influence of functional adaptation, as cartilaginous bars or extensions of the primitive cartilage of the ungual elements of the digits in response to the demands made upon the limb in swimming. The segmentation of these terminal cartilaginous bars then followed through the influence of mechanical strains acting upon the cartilaginous terminal bars as these were alternately bent in opposite directions."

Schließlich kommt RYDER dann zu dem Schlusse: „I am therefore constrained to believe that it has been through a seal-like ancestry with prolonged integuments to the manus, in which the nails were not terminal but dorsal, beyond which the ungual phalanges were extended as bars of cartilage, which gave rise, by transverse segmentation and subsequent ossification to extra terminal digital segments as found in existing Cetacea."

Kurz nach RYDER veröffentlichte WEBER die nämliche Hypothese in seinen „Studien über Säugetiere“ (17). Er stellte sie in Form einer Frage auf: „Ist die distalste Phalange, bei Globiocephalus z. B. die 13., homolog der Nagelphalanx der übrigen Säugetiere oder wenigstens teilweise homolog, indem sich einfach durch Querteilung, durch Entwicklung von zahlreicheren Knochenkernen in der knorpeligen Anlage der Finger die minder zahlreichen typischen Phalangen vermehrt haben? Oder aber ist an eine Fortentwicklung eines Zustandes zu denken, der bei den Otariiden angedeutet ist? Bei diesen finden wir nämlich, daß die Nagelphalangen über die Nägel hinaus cartilaginös verlängert sind, um Hautlappen zu tragen. Haben sich derartige Knorpel-

strahlen nun phalangenartig entwickelt und verlängert zu den langen Fingern der Cetaceen über die 3. Phalanx hinaus?“

WEBER glaubt, daß man am einfachsten diese Frage beantworten könne dadurch, „daß man dem feineren Verhalten der Sehnen der Fingerstrecker und -beuger nachgeht und sieht, wo dieselben wirklich endigen“. WEBER geht dabei von der Annahme aus, daß die Endlappen der Robben und die überzähligen Phalangen der Wale homologe oder mindestens analoge Bildungen seien. Wie ich später nachzuweisen hoffe, haben sie jedoch nicht das Geringste miteinander zu thun. Außerdem sind die Insertionsstellen der Muskeln so wechselnd, daß ich nicht glaube, daß auf diese Weise ein nur einigermaßen entscheidendes Resultat erlangt würde. WEBER kam dann später in einem Aufsätze (18) nochmals auf diese Hypothese zurück, ohne jedoch weitere Belege für sie zu bringen.

Sind alle Autoren über die Bedeutung der Endlappen, als Stützorgane zur Verlängerung der Schwimmbaut, einig, so sind dagegen die Ansichten über ihr Vorkommen, ihr feineres Verhalten etc. sehr verschieden. Von den vielen Ansichten will ich hier nur eine beschränkte Zahl anführen.

Die erste Erwähnung der Endlappen finde ich bei CUVIER (1), der von den Otariiden schreibt: „La membrane des pieds de derrière se prolongeant en une lanière au-delà de chaque doigt.“ VON BAER (6) erwähnt nur kurz die beim Walrosse „über die Zehen hinlaufende Haut“; J. MURIE (7 u. 8) spricht von „spatulate cartilages“, „distal cartilages“, „soft cartilaginous tip“ beim Walrosse und den Ohrenrobben. RYDER (15) geht genauer auf sie ein: „In *Histiophoca* the terminal cartilaginous extensions of the last joints of the digits are quite rudimentary. In the walrus, the fur-seal and sea-lion the terminal cartilages of the digits are more developed, and articulate directly with the abruptly truncated ends of the ungual phalanges. The terminal cartilages of the digit apparently reach their greatest or strongest development in the walrus.“ Wieweit dies richtig ist, werden wir später sehen. WEBER (17) stützt seine Hypothese auf die „Knorpelstrahlen, die sich bei Pinnipediern über die Nagelphalanx hinaus fortsetzen“ oder darauf, „daß bei den Otariiden die Nagelphalangen über die Nägel hinaus cartilaginös verlängert sind“. CAMERANO (12) nennt sie bei der Hand seines Otaria-Embryo nur „margine cartilagineo“, am Fuße dagegen, ähnlich wie MURIE, „cartilagini terminali“. J. ALLEN (13) sagt ausdrücklich von den Phociden, sie seien



„without terminal cartilaginous flaps“, von den Walrossen und Otariiden jedoch, sie haben an der Hand „a broad cartilaginous border“ und am Fuße „long narrow cartilaginous flaps, united basally“. BREHM (2) bemerkt nur bei den Ohrenrobben: „Die Flosse verlängert sich lappenartig über die Zehen.“ LÉBOUCQ war der erste, der die eigentümlichen Organe histologisch genauer untersuchte. Das Ergebnis seiner Untersuchungen, die sich auf Embryonen von Phociden, Trichechus und Otaria, sowie auf ein Stück aus dem Endlappen einer erwachsenen Otaria erstreckten, faßt er in folgenden Sätzen zusammen (20): „Das sich bei Otaria und Trichechus über das letzte Fingerglied distalwärts ausstreckende Stück ist von dem typischen Fingerskelete vollständig verschieden. Es besteht einfach aus kondensiertem Bindegewebe, das sich von der Volarfläche der Basis der letzten Phalange abzweigt. Von Segmentation dieses Stabes war weder beim Fötus, noch beim Erwachsenen eine Spur vorhanden.“

Meine Untersuchungen<sup>1)</sup> ergaben nun, daß die eben angeführten Beobachtungen, mit Ausnahme derjenigen LÉBOUCQs, fast in allen Punkten den Thatsachen nicht entsprechen.

So fand ich vor allem Endlappen bei allen Pinnipediern, bei den eigentlichen Seehunden, den Walrossen und den Ohrenrobben.

Bei den eigentlichen Seehunden sind sie am kleinsten. An den Vorderfüßen fehlen sie ganz; hier sind nur die gewöhnlichen Fingerballen vorhanden. An den Hinterfüßen sämtlicher Seehunde, die ich daraufhin untersucht habe, konnte ich sie dagegen auf das Bestimmteste nachweisen. Sie erscheinen im allgemeinen

---

1) An Material standen mir zur Verfügung: die Sammlungen der Universität Jena, die Museen zu Darmstadt und Frankfurt a/M. (SENCKENBERG'sche Anstalt), wofür ich den Herren Professor Dr. von KOCH und Direktor Dr. HAACKE zu Danke verpflichtet bin. Außerdem stellte mir Herr Professor Dr. KÜENTHAL einen Walross-embryo aus seiner Privatsammlung zur Verfügung, sowie mehrere Phocidenembryonen, die ihm von dem Museum zu Hamburg zur Bearbeitung überlassen waren. Es sei mir gestattet, an dieser Stelle diesem meinem hochverehrten Herrn Lehrer meinen innigsten Dank abzustatten für die Erlaubnis, diese seltenen Embryonen zu meinen Untersuchungen benutzen zu dürfen. — Inzwischen ist es mir möglich gewesen, im Naturhistorischen Museum und im zoologischen Garten zu Hamburg weitere Untersuchungen anzustellen, die im wesentlichen meine früheren bestätigten.

als kurze, platte Fortsätze der Zehen, am stärksten entwickelt an den beiden seitlichen, wo sie öfters 3—4 cm lang werden, schwächer, aber immer noch deutlich an den 3 mittleren. (Bei den Embryonen erscheinen sie verhältnismäßig größer, wegen der Kleinheit der Krallen). Sie machen den Eindruck, als sei einfach die Fingerbeere plattgedrückt worden. Die Schwimmhaut ragt bis an ihre äußerste Spitze heran.

Beim Walrosse ist ihre Entwicklung eine ungleich bedeutendere. An Hand und Fuß sind sie wohl ausgebildet. Bei dem Embryo (Fig. 1), der meinen Untersuchungen zu Grunde lag, ist ihre Länge an beiden ungefähr gleich, nur an den seitlichen Zehen sind sie sehr viel größer. Im allgemeinen scheinen sie an den Vorderfüßen größer, wegen des Schwundes der Nägel. Sie nehmen hier ab vom 1. bis zum 5. Finger. Am Daumen ragt der Endlappen beim erwachsenen Tiere etwa 6—7 cm, am kleinen Finger etwa 3—4 cm über das distale Ende des Nagelrudimentes vor. Seine Breite am Daumen ist durchschnittlich 3,3 cm, an den übrigen Fingern etwa 2,1 cm. Die Dicke ist sehr gering, höchstens 0,3—0,4 cm. Die Schwimmhaut erstreckt sich ziemlich weit zwischen sie hinein, so daß der vordere Rand eine stark, etwa 1,5 cm tief, wellig gebuchtete Linie darstellt.

An den Hinterfüßen beträgt ihre Länge auf den Abbildungen MURIE'S (7) an der 1. und 5. Zehe 7,2 cm, an den 3 mittleren 3,3—3,9 cm, ihre Breite an jenen 3—3,6 cm, an diesen 1,5 cm. Über die Schwimmhaut ragen sie 1—3,5 cm weit hervor. An einem ausgewachsenen Exemplare, das ich im SENCKENBERG'schen Museum zu Frankfurt maß, betrugen dieselben Maße in derselben Reihenfolge: 9,5—10 cm, 2,6—3,5 cm, 5,6 cm, 1,8 cm, 3 cm, wobei zu bedenken ist, daß die Endlappen durch das Trocknen eingeschrumpft waren. — Die Dicke ist sehr gering, höchstens 0,3 cm. Die Einbuchtungen sind ziemlich tief, zugleich auch breit, da die Schwimmhaut nicht bis an die Spitze der Endlappen reicht. Eigentümlich ist ihre Gestalt. Ihre Ränder sind nämlich derart ausgeschnitten, daß beim seitlichen Zusammenschließen der Zehen die Endlappen sich eng aneinander legen, ohne sich gegenseitig zu decken.

Bei den Ohrenrobben endlich erreichen die Endlappen ihre höchste Ausbildung und zwar speziell bei *Otaria jubata*. Ich lasse deshalb nur die Maße für diese folgen, wie sie sich aus MURIE'S Monographie (8) ergeben. An der Hand beträgt die Länge des Endlappens des Daumens 19,5 cm, am kleinen

Finger nur 4,5 cm, die übrigen bilden die Übergänge. Die Schwimmhaut ragt fast bis an die äußerste Spitze heran, so daß der Vorderrand eine nur schwach gewellte Linie darstellt. Die Dicke ist äußerst gering, nach MURIE „only a few lines“ und am vorderen Rande „she does not surpass 1—2 lines“.

Am Fuße ist die Länge der Endlappen von der 1. bis 5. Zehe 16,2, 13,5, 13, 12, 12,3 cm; die Breite der 1. 4,2, der 2. bis 4. 2,4, der 5. 2,7 cm. Die Schwimmhaut erreicht kaum die Hälfte der Länge; so wird sie von der 1. Zehe 9,6, von den übrigen 8,7—7,5 cm überragt. Dabei ist die Dicke der Endlappen wieder äußerst gering, eher noch schwächer als an der Hand.

Zur Feststellung der histologischen Verhältnisse habe ich untersucht:

1) an einem Embryo von *Trichechus rosmarus* von 12 cm Länge den 1., 2. und 5. Finger der rechten Hand, sowie die 1. Zehe des rechten Fußes auf Sagittalschnitten, den 3. und 4. Finger zusammen auf Horizontalschnitten;

2) an einem Embryo von *Phoca groenlandica* von 13 cm Länge (mit eingeschlagenen Hinterfüßen) 1. Finger und 1. Zehe der rechten Seite auf Sagittalschnitten;

3) an einem Embryo von 18 cm Länge, dessen Äußeres ganz dem einer *Otaria* entspricht, den ich jedoch aus Mangel an Vergleichsmaterial nicht genauer zu bestimmen vermochte, den rechten Daumen auf Sagittalschnitten.

### I. *Trichechus rosmarus* (Fig. 2).

An den Schnitten der Finger zeigen sich die Gewebe deutlich differenziert. Die Phalangen sind in der Knorpelanlage vollkommen scharf abgegrenzt und überall von starkem Perichondrium umgeben, das jedoch nur da, wo die Verkalkung bereits begonnen hat oder zu beginnen im Begriffe ist, scharf vom Knorpel sich abgrenzt. An den übrigen Stellen läßt es lebhaft Knorpelzellen nach innen zu wuchern. Nach außen zu setzt es sich vom übrigen Bindegewebe durch einen Spalt oder eine Lage sehr lockeren Gewebes scharf ab. Nur an der Endphalanx geht das hier sehr verdickte Perichondrium unmerkbar in das übrige Gewebe über. An den Stellen, wo die Verknöcherung bereits begonnen hat, läßt es die von BAUR (30) unterschiedenen drei Schichten deutlich erkennen: eine äußere Periostschicht (Faserschicht des Periostes), eine innere Periostschicht (Perichondrium) und eine von letzterer auf den Knorpel aufgelagerte Periostschicht. Wenn hier die

Phalangen zugleich etwas gebogen sind, legt sich das Perichondrium in starke Falten. Die Verknöcherung oder die Verkalkung haben bereits begonnen. An den Metacarpallen ist der Diaphysencylinder schon ziemlich entwickelt; an Metac. II, III, IV treten bereits Gefäßwucherungen im Centrum auf.

Die 1. Phalangen zeigen deutlich den Knochencylinder, im Innern jedoch nur Verkalkung. Am Daumen ist der Prozeß am weitesten vorgeschritten; am 5. Finger beginnt eben erst die Bildung des Cylinders.

An den 2. Phalangen ist vom Cylinder noch keine Spur vorhanden; an der des 2. Fingers dagegen Knorpel und Perichondrium in der Mitte bereits scharf getrennt.

Die Endphalangen sind noch fast rein knorpelig. Nur die Spitze ist mit einer Knochenhaube bedeckt und nur in diesem Teile bieten die Knorpelzellen das charakteristische Bild der beginnenden Verkalkung.

Die Achse der Phalangen bildet einen flachen, nach unten konkaven Bogen. Aus ihr weicht die distale Hälfte der Endphalanx stark heraus.

Der Nagel sitzt auf einer dorsalen Papille; demgemäß muß sich auch der Ungualteil der Endphalanx nach oben umbiegen. Hierdurch wird letztere mehr oder weniger scharf in 2 Teile geschieden. Der proximale, basale Teil stellt einen großen würfelförmigen Körper dar, der den übrigen Phalangen an Massigkeit nichts nachgibt, sie eher noch übertrifft. Aus der Mitte der distalen oberen Kante heraus erhebt sich schief nach vorn-oben der distale Teil, an Masse etwa 4mal kleiner, von rundlichem Querschnitte, mit etwas verdünntem Halse und etwas verdicktem Kapitulum. Der Winkel zwischen beiden Teilen, nach vorn zu, beträgt beim Daumen etwa  $55^{\circ}$  und nimmt nach dem 5. Finger zu bis auf  $17^{\circ}$  ab. Bei letzterem ist daher auch die Abgrenzung beider Teile nicht so scharf.

Das Bindegewebe ist im allgemeinen fibrillär, ohne besondere Abweichungen, mit Ausnahme des Endlappens. Hier ist es außerordentlich verdichtet und zwar in Form eines Keiles, dessen Basis auf dem proximalen Teile der Endphalanx, auf deren distaler Fläche, ruht, unmittelbar aus dem hier sehr verdickten Perichondrium hervorgehend. Seine Spitze ist zugleich die des Endlappens, seine Achse die der Phalangen. In ihm verlaufen die Fibrillen so dicht, daß an manchen Stellen fast der Eindruck einer Sehne entsteht, in rein ventro-dorsaler Richtung, in der auch meist die

Kerne langgestreckt sind. Dorsal geht er unmerklich in das lockere Unterhautbindegewebe über, das sich nur direkt unter der Haut wieder etwas verdichtet mit horizontal gestellten Kernen, während dazwischen die Kerne runde Gestalt annehmen. Ventral wird der Keil begrenzt von dem letzten Ausläufer des ventralen Muskels. Es ist dies ein ziemlich starker Flexor, der größtenteils in dem Perichondrium der Basis der Endphalange inseriert. Einige sehnige Abzweigungen gehen von hier aus direkt schief nach vorn-oben in den Keil hinein und lösen sich darin auf. Eine noch recht starke sehnige Fortsetzung erstreckt sich bis in die Spitze des Endlappens, eben die ventrale Grenze des Keiles bildend. Von dieser Fortsetzung zweigen sich fortwährend sehnige Fasern in den Keil ab, bis sich dann der letzte Rest in der Spitze des Endlappens, in dem hier besonders dichten Bindegewebe, verliert.

Dorsal von den Phalangen verläuft ein Extensor, der fast ganz in dem dorsalen Perichondrium der Endphalange inseriert und nur 2 ziemlich schwache Ausläufer um ihren Hals herum nach vorn in den Keil des Endlappens hineinschickt.

Gefäße verlaufen überall, am häufigsten im Unterhautbindegewebe, aber auch im dichtesten Keile, wenn auch hier meist von sehr geringem Durchmesser. Auf den Sagittalschnitten überwiegen im allgemeinen die Querschnitte, besonders im distalen Teile der Finger; Längsschnitte finden sich nur im proximalen Teile häufiger; schiefe Schnitte dagegen kommen überall vor, wenn auch in geringerer Menge.

Die Epidermis zeigt so ziemlich das normale Verhalten. Nur vermag ich das typische Bild der volaren Epidermis (29), die Unterschiede von Stratum granulosum, lucidum und corneum mit großen runden Zellen und Kernen im distalen Teile nicht zu finden. Erst von der Höhe des distalen Endes der Grundphalanx an proximalwärts sind sie zu erkennen. Anlagen von Drüsen oder Haaren fehlen vollständig, ebenso wie Papillen.

Auf die Bildung der Nägel werde ich später eingehen.

Vergleichen wir hiermit den Befund LEBOUcq's, wie er sich aus der Beschreibung und den Abbildungen in seinen beiden Arbeiten (21 u. 22) über diesen Gegenstand ergibt. In Bezug auf die histologischen Verhältnisse zeigt er im wesentlichen dasselbe. Unterschiede ergeben sich nur in der Gestalt der Endphalanx und der Richtung des Endlappens. Erstere ist bei LEBOUcq gerade, wird nach vorn dünner, ohne Umbiegung und ohne Unterschied

eines proximalen und distalen, bzw. basalen und ungualeen Teiles. Da die ganze Phalanx in der Achse der übrigen liegt, ist es klar, daß dann die des Endlappens abweichen muß. Sie erstreckt sich denn auch schief nach unten.

Ich glaube, daß dieser Befund nicht den natürlichen Verhältnissen entspricht. Ich möchte ihn zurückführen auf eine Verbiegung des Fingerendes, wie sie ja gerade bei konservierten Embryonen so leicht vorkommt.

Soweit ersichtlich ist, hat LÉBOUCQ nur diesen einen Finger vom Walrosse geschnitten, während ich alle 5 geschnitten und an allen dasselbe Bild gefunden habe. Und auch an sämtlichen übrigen Robbenembryonen, mit Ausnahme der von Seehunden (s. u. S. 16), waren die Palmar- und Plantarflächen eben, soweit nicht gewaltsame Verbiegungen stattgefunden hatten. Für die erwachsenen Walrosse und Ohrenrobber ist dies ja gerade charakteristisch, was auch LÉBOUCQ zugiebt. Während er aber gemäß seinem Befunde einen Unterschied zwischen Embryo und erwachsenem Tiere feststellen will, derart, daß bei ersterem die Fingerbeere schief nach unten rage, sich aber allmählich in die Achse der Phalangen einstelle, bis beim letzteren der Endlappen nur die Verlängerung dieser sei, glaube ich, daß bei beiden die Richtung der betreffenden Organe dieselbe sei. Außerdem ist der große Unterschied zwischen einem basalen horizontalen und distalen, bzw. ungualeen, schief vertikalen Teil an den Endphalangen der Finger charakteristisch für die Raubtiere, von denen die Pinnipedia doch herzuleiten sind. Ich glaube daher an meinem Befunde als dem richtigen festhalten zu müssen.

Die Schnitte (Fig. 3) durch die große Zehe desselben Embryos zeigen im wesentlichen gleiche histologische Verhältnisse. Dagegen sind die Gestalt der Endphalange und mit ihr das Verhalten des Endlappens, bzw. seiner Achse von dichtem Bindegewebe völlig anders. Die Phalanx ist nicht gebogen, sondern bleibt vollständig in der Richtung der übrigen. Damit fällt auch der scharfe Unterschied zwischen basalem und ungualem Teile weg, indem letzterer allmählich aus ersterem hervorgeht. Dennoch springt auch hier der Endlappen nicht aus der Richtung der übrigen Zehe heraus, sondern bildet einfach deren Verlängerung. Seine Achse von dichtem Bindegewebe geht nämlich nicht aus dem Perichondrium der Endphalange hervor, sondern direkt aus dem Bindegewebe der ventralen Seite, indem sich dieses allmählich verdichtet. Ferner fällt die Achse der Phalangen nicht zusammen mit der

der ganzen Zehe, sondern kreuzt sie in allerdings sehr flachem Winkel schief von hinten unten nach vorn oben. An den Schnitten selbst ist leider der Verlauf der Plantarfläche nicht direkt festzustellen, da sie durch ein Versehen verletzt war. Doch war an ihr ebenso wie an allen übrigen Zehen schon makroskopisch das Fehlen jeder ballenähnlichen Hervorragung vollkommen deutlich zu erkennen.

## II. *Phoca groenlandica*.

Der Finger weicht in seinem Baue wesentlich ab von dem von *Trichechus*. Die wohlentwickelten starken Krallen bilden die Spitze des Fingers. An Stelle des Endlappens ist noch die gewöhnliche Fingerbeere vorhanden. Die histologischen Verhältnisse bieten nichts Abweichendes dar. Die Verknöcherung ist, dem höheren Alter des Embryo entsprechend, schon bedeutend weiter vorgeschritten. Die Epidermis ist dicht besetzt mit schlauchförmigen Einsenkungen, deren Natur, ob Drüsen- oder Haaranlagen, noch nicht festzustellen ist.

An der großen Zehe (Fig. 6) ist der Endlappen sehr gut ausgebildet. An Länge giebt er dem von *Trichechus* nichts nach; dagegen ist er in dorso-ventraler Richtung stark abgeplattet. Aus der Richtung der ganzen Zehe weicht er nur wenig nach unten ab. Im Gegensatze zu *Trichechus* wird er nicht gestützt durch einen Keil dichten fibrillären Bindegewebes. Er besteht vielmehr aus ganz demselben Bindegewebe, wie es sich in der übrigen Zehe findet. Nur unter der Oberhaut ist die normale Verdickung vorhanden. Die festere Achse wird allein gebildet durch einen Ausläufer des Flexors, dessen Fibrillen nur in longitudinaler Richtung verlaufen.

Die lange Endphalanx ist schwach nach oben gebogen, jedoch ohne deutlichen Unterschied des proximalen und distalen Teiles.

Die Verknöcherung ist noch weiter vorgeschritten als beim Daumen. Die Einstülpungen der Oberhaut sind die nämlichen. An dem Endlappen stehen sie jedoch dünner und werden eben erst angedeutet als schwache Einbuchtungen.

Nur an den beiden seitlichen Zehen zeigen die Endlappen die beschriebene starke Ausbildung. An den 3 mittleren sind sie bedeutend schwächer, kaum die Krallenspitze überragend.

## III.

Der Befund der Schnitte durch den rechten Daumen des unbestimmten Embryo entspricht, mit Ausnahme des Nagels, genau

der Beschreibung und dem Bilde, die LEBOUcq von den Schnitten durch den Finger seines Otariaembryo giebt (21, 22).

Fassen wir nun die Ergebnisse dieser histologischen Untersuchungen zusammen, so sind es vor allem 2 wichtige, aus LEBOUcq's und meinen Untersuchungen hervorgehende Thatsachen, die der RYDER-WEBER'schen Hypothese nicht entsprechen. Es ist nämlich embryonal:

1) das Gewebe des Endlappens, obwohl schon deutlich differenziert, doch nur reines, fibrilläres Bindegewebe, ohne eine Spur von Verknorpelung oder Verknöcherung;

2) die feste Achse des Endlappens „absolument indépendante du squelette typique“ (22).

Diese Thatsachen haben aber erst dann vollen Wert, wenn sie auch für die erwachsenen Tiere gelten. Ich habe deshalb, soweit es mir möglich war, meine Untersuchungen auch auf solche ausgedehnt und folgendes gefunden.

Zu 1. Um die histologische Zusammensetzung des Endlappens zu ermitteln, hat LEBOUcq den Fortsatz eines Fingers von Otaria jubata untersucht (22), indem er ihn aufweichte und schnitt. Er fand ihn, trotz seines äußerlich sehr knorpelähnlichen Aussehens doch nur bestehend aus demselben Bindegewebe wie beim Embryo. Ich versuchte an einem größeren Stücke von Callorhinus falclandicus, das ich der Güte des Konservators am Darmstädter Museum, Herrn KÜSTHARDT, verdanke, dieselbe Methode. Doch waren die so erlangten Ergebnisse so unsicher, daß ich keinerlei Schlüsse aus ihnen ziehen möchte. Ich schlug daher einen anderen Weg ein, den der chemischen Analyse. Zuerst reinigte ich das Stück möglichst vollständig von dem anhängenden weißen Bindegewebe, bis nur noch die braune, wie trockener Knorpel aussehende, feste Achse übrig blieb. Diese wurde zuerst weich gekocht, dann möglichst fein zerzupft und wieder, fast 3 Tage lang, stark gekocht. Bei der Filtration blieb ein kaum bemerkbarer Rückstand. Die Lösung war etwas dicklich, von Farbe bräunlich. Beim Erkalten gelatinierte sie nicht, offenbar wegen des starken Kochens. Folgende Reaktionen wurden mit ihr angestellt (36):

1) Essigsäure, Eisenchlorid, Bleizucker und Blutlaugensalz blieben ohne jede Einwirkung.

2) Alaun gab erst nach 3—4 Tagen schwachen Niederschlag.

3) Alkohol gab auch erst allmählich geringen Niederschlag, der sich beim Kochen nur kleineren Teiles wieder löste.



- 4) Gerbsäure gab sehr starken, flockigen, bräunlichen Niederschlag.
- 5) Quecksilberchlorid gab ebenfalls starken Niederschlag.
- 6) Zinnchlorür gab deutlichen Niederschlag.
- 7) Die Leimlösung wurde mit Kalilauge versetzt bis zu deutlich basischer Reaktion. Die Lösung blieb auf Kupferoxydhydrat ohne Wirkung.

Sämtliche Reaktionen sprechen also gegen Chondrin und für Glutin. Nur die letzte Reaktion gelang nicht, wie von vornherein zu erwarten war, da mir von der organischen Lösung nur noch eine geringe Menge zur Verfügung stand, statt des erforderlichen großen Überschusses. Ich glaube also durch die chemische Analyse auf das bestimmteste nachgewiesen zu haben, daß die feste Achse des Endlappens auch bei den erwachsenen Otariiden und damit auch wohl den übrigen Pinnipediern aus reinem Bindegewebe bestehe, ohne eine Beimischung von Knorpel.

Zu 2. An allen Fingern und Zehen von erwachsenen Robben zeigt das Endglied die Sonderung in proximalen horizontalen und distalen schief nach vorn und oben gerichteten Teil. Wo ein Endlappen vorhanden ist, bildet er nicht die Verlängerung der Phalanx, sondern entspringt am proximalen Teile. Beim lebenden Tiere sitzt seine feste Achse allerdings äußerst fest an der Phalanx, da deren Oberfläche hier sehr rauh ist. Durch Maceration oder Kochen gelingt ihre Lösung jedoch sehr leicht, wie mir Herr Konservator KÜSTHARDT versicherte. Es besteht also kein innerer, organischer Zusammenhang zwischen dem Gewebe des Endlappens und der Endphalanx.

Immerhin ist nicht zu verkennen, daß manche Befunde der histologischen Untersuchung für die RYDER-WEBER'sche Hypothese zu sprechen scheinen. Einer späteren Verknöcherung des Gewebes des Endlappens steht histogenetisch nichts entgegen. Diese Verknöcherung würde, wie RYDER (15) ausführt, höchstwahrscheinlich segmental erfolgen durch die Wirkung der flottierenden Bewegung des Endlappens, die unterstützt wird von der ventrodorsalen Richtung der Fasern, den ventral an der festen Achse verlaufenden Muskel und vor allem dadurch, daß dieser ständig Fibrillen nach oben abgibt, was einer segmentalen Insertion etwa gleich kommen würde. Ich halte jedoch auch diese Gründe nur für Scheingründe. Eine Verknöcherung des Gewebes des Endlappens scheint mir gerade aus dem Grunde unwahrscheinlich, aus dem

RYDER sie segmental erfolgen lassen will, nämlich dem Flottieren des Endlappens. Denn Verknöcherung tritt doch nur da auf, wo größere Festigkeit und Starrheit erreicht werden soll, bzw. wo an ein Organ oder einen Teil eines solchen Anforderungen dieser Art gestellt werden. Hier ist aber das gerade Gegenteil der Fall. Beim Schwimmen flottiert der Endlappen hin und her, dem geringsten Druckunterschiede nachgebend, so daß er an allen Punkten ständig hin und her gebogen wird. Und auch auf dem Lande sind die Anforderungen, die an die Endlappen gestellt werden, wie wir später sehen werden, gerade die größter Bieg- und Schmiegsamkeit, wenigstens bei den Otariiden. Ich halte infolgedessen eine Verknöcherung der Endlappen nicht nur für unwahrscheinlich, sondern sogar für unmöglich.

Fernerhin bildet die feste Achse des Endlappens nicht die direkte Fortsetzung der Endphalangen, während bei den Walen doch sämtliche Phalangen in einer Richtung liegen. Man müßte also annehmen, daß die letzte Phalanx oder wenigstens ihr Ungualteil sich rückbilde und schwinde, was dadurch eine große Wahrscheinlichkeit gewinnt, daß wir bei vielen Robben die Nägel selbst schwinden sehen. Indes halte ich auch diese Annahme wenigstens nur zum Teil für richtig. Was das erstere, das völlige Schwinden der Endphalanx anlangt, so hat LEBOUCC Berechnungen angestellt über die Größenverhältnisse der einzelnen Phalangen bei embryonalen und erwachsenen, bzw. wenigstens älteren Seehunden. Er hat gefunden (22): „que ce sont, au contraire, les phalanges distales dans lesquelles le développement est le plus actif, tandis que les métacarpiens et surtout les phalanges 1 et 2 s'accroissent relativement beaucoup moins vite.“ Ich habe dieselben Berechnungen für etwa 8—10 Gliedmaßen von Robben angestellt, aber ungleiche Resultate erhalten, wenigstens was das Größenverhältnis der Metacarpalien, bzw. -tarsalien zu den Endphalangen betraf. Ich glaube jedoch, daß thatsächlich eine Neigung zum Schwinden oder wenigstens zur Rückbildung der letzten Phalangen bei der Umgestaltung zur Flosse vorhanden ist. Wenigstens fand ich sie bei beiden Händen eines *Manatus* schon ziemlich atrophiert und die Untersuchungen LEBOUCC's und KÜKENTHAL's stellten ihre völlige Rückbildung an den Gliedmaßen von Walen fest (s. S. 20). Ähnlich verhält es sich mit der Frage, ob sich mit dem Schwinden der Nägel auch der Ungualteil der Endphalanx rückbilde. Daß dieses der Fall ist, ist eine unzweifelhafte Thatsache, die wir besonders deutlich bei den Otariiden beobachten können. Indessen

sind dies eben nur Thatsachen, die zu Gunsten der RYDER-WEBER'schen Hypothese benutzt werden können, aber noch weit davon entfernt sind, einen Beweis zu liefern, wie er gefordert werden muß. Ferner steht das Schwinden der Nägel und damit des Ungualteiles der Endphalanx durchaus nicht in direktem Verhältnisse zu der Ausbildung der Endlappen, wie überhaupt der Anpassung an das Wasserleben, wie man es auf Grund der RYDER-WEBER'schen Hypothese doch erwarten müßte. Auf diese Verhältnisse werde ich später noch näher eingehen.

Erwähnen möchte ich auch noch folgendes:

Wir finden nämlich bei einigen Walen im erwachsenen Zustande am Ende der Phalangen noch einen dünnen Knorpelstab. Wenn dieser auch nicht direkt für die RYDER-WEBER'sche Hypothese in Anspruch genommen worden ist, so glaube ich doch, daß er mit Veranlassung zu ihrer Aufstellung gewesen ist, da er scheinbar analog und homolog ist dem „Knorpelfortsatze“ der Autoren bei den Robben. LEBOUcq hat ihm deswegen seine Aufmerksamkeit zugewendet und giebt seine Ansicht in dem Satze kund (19): „Le filament cartilagineux terminant la dernière phalange chez l'adulte est le dernier reste de ces phalanges ultimées fusionnées et atrophiées.“ Zu demselben Resultate ist auch KÜKENTHAL (27) gelangt.

Aus des Letzteren Untersuchungen ergibt sich noch ein weiteres, wie ich glaube, sehr wichtiges Beweismittel gegen RYDER-WEBER. Sämtliche Phalangen der Wale verknöchern nämlich genau auf die Art normaler, sogenannter „knorpelig präformierter“ Röhrenknochen. Nach RYDER-WEBER wären jedoch die überzähligen Phalangen der Wale etwa entstanden wie Sesambeine. Daß nun im Laufe der phylogenetischen, verhältnismäßig erst sehr jungen Anpassung der Wale sich die histogenetische Entwicklungsweise derart umgewandelt haben sollte, ist doch im höchsten Grade unwahrscheinlich und würde mit allen histogenetischen Grundsätzen in schärfstem Widerspruche stehen.

#### IV. Bionomischer Teil.

Außer auf Grund der seitherigen anatomisch-histologischen Betrachtungsweise glaube ich auch auf Grund der bionomisch-morphologischen der RYDER-WEBER'schen Hypothese entgegenzutreten zu können.

Letztere geht nämlich von der Ansicht aus, die Endlappen der Pinnipedier seien Anpassungen an das Leben im Wasser und

dienten zur Vergrößerung der Ansatzstelle der Schwimmbaut, wie überhaupt zur Unterstützung des Schwimmens. Wenn nun auch diese Annahme viel Richtiges enthält, so glaube ich doch, ihre allgemeine und ausschließliche Giltigkeit stark in Zweifel ziehen zu können. Ich glaube nämlich berechtigt zu sein, die Endlappen viel eher als Anpassungen an das Landleben, als Haftlappen, denn als Anpassungen an das Wasserleben, als Schwimmlappen, betrachten zu können.

Schon ein oberflächlicher Blick auf die allgemeinsten Lebensverhältnisse der Robben läßt meine Behauptung in günstigerem Lichte erscheinen. Der größte Teil von ihnen bewohnt die polaren Meere, nur ein kleiner Teil geht in wärmere Zonen hinab. Dort suchen sie die mit Schnee und Eis bedeckten Küsten, hier die felsigen Gestade der Brandung auf. Infolge ihres eigentümlichen Körperbaues bedürfen sie doppelt eines Hilfsmittels, das sie dort vor dem Einsinken in den Schnee oder dem Ausgleiten auf glattem Eise bewahrt, hier ihren Bewegungen auf schlüpfrigen Brandungsfelsen größere Sicherheit gewährt. Dieses Hilfsmittel erblicke ich in den Endlappen, deren Bedeutung ein näheres Eingehen auf die einzelnen Familien der Robben uns verständlich machen wird.

Die eigentlichen See h u n d e, Phocidae, halten sich unter allen Robben am meisten im Wasser auf und haben sich infolgedessen „am vollkommensten dem Leben im Wasser angepaßt“ (2). Ihr Körper ist im allgemeinen schlank, fast drehrund, konisch und sehr biegsam. Die Gliedmaßen sind ganz verschieden umgebildet. Während die vorderen noch ziemlich Form und Gestalt der übrigen Säugetiere bewahren, sind die hinteren flossenartig, von denen der übrigen Säuger sehr abweichend. Im Schwimmen sind die Seehunde außerordentlich gewandt, die anderen Robben mehr oder weniger übertreffend. Über die Bedeutung der Gliedmaßen als Schwimorgane widersprechen sich die Autoren.

J. MURIE meint: „In the water the Seal progresses alone by its hind feet, used almost like a piscine tail“ (7). BREHM dagegen sagt (2): „Mit den Vorderflossen arbeiten sie wie die Fische. Die beiden Hinterbeine bewegen sie bald gegeneinander, so das zwischen ihnen gesammelte Wasser ausstoßend, bald aber seitlich hin und her schwingend, hierdurch ungefähr die gleiche Wirkung erzielend, nämlich sich vorwärts treibend.“ Ebenda erwähnt auch HAACKE die Thätigkeit beider Gliedmaßen. Ich habe ebenfalls darauf hin Beobachtungen an dem im zool. Garten zu Frank-

furt a/M. befindlichen Tiere angestellt und gefunden, daß alle kleineren, schwächeren Bewegungen fast ausschließlich mit den Vorderflossen ausgeführt wurden, daß dagegen bei allen größeren, rascheren, ausgiebigeren Bewegungen die Hinterflossen die Hauptrolle übernahmen, ohne daß jedoch die ersteren in ihrer Thätigkeit aussetzten. Ich schließe daraus, daß die eigentliche Vorwärtsbewegung durch die Hintergliedmaßen erfolgt und daß die Vordergliedmaßen mehr zum Steuern dienen, wie es ja auch das Natürliche ist.

Auf dem Lande bewegen sich die Seehunde höchst ungeschickt. Es ist das sehr natürlich, da sie es nur aufsuchen, „wenn sie ruhen, schlafen und sich sonnen wollen; sie verbringen sonst aber fast ihr ganzes Leben im Wasser“ (2). Dabei bleiben sie immer in nächster Nähe der Küsten bezw. ihrer Eislöcher. Auch die Landzeit der Jungen dauert nur einige Wochen. Die Bewegungsweise auf dem Lande vergleicht BREHM mit der der Spanner-*raupen*: „Der Seehund, welcher sich auf dem Lande von einer Stelle zur anderen begeben will, wirft sich auf die Brust, krümmt den Leib in einem Katzenbuckel nach oben, stemmt sich dann auf den Hinterteil, also etwa auf die Weichen, und streckt hierauf rasch den Leib, wodurch er den Vorderteil desselben wieder vorwärts wirft. So kommt er durch wechselseitiges Aufstemmen des Vorder- und Hinterleibes, durch Krümmen und Strecken des ganzen Körpers verhältnismäßig noch immer rasch von der Stelle.“ Daß dabei die Hintergliedmaßen ganz außer Gebrauch sind, erwähnen alle Autoren. Ihre rein endständige Lage, ihre geringe Bewegungsfähigkeit, da sie durch eine bis an die Metatarsalien reichende Hautfalte unter sich und mit dem Schwanze verbunden sind, beweisen dies auch zu deutlich. Anders verhält es sich mit den Vordergliedmaßen. Die meisten Forscher und Reisenden berichten, daß sie beim Gehen benutzt würden. Indes widersprechen dem gerade die besten Beobachter, wie K. E. VON BAER (4), J. MURIE (7) und BREHM (2). Letzterer fährt in seiner eben angeführten Schilderung fort: „Die Vorderbeine leisten dabei eigentlich gar keine Dienste: sie werden nur in Anspruch genommen, wenn das Tier bergauf klimmt. Auf ebenem Boden stemmt es sie zwar manchmal auf, aber immer so leicht, daß die Hilfe, welche sie leisten, eigentlich mehr eine scheinbare als wirkliche ist. Ich habe die Spuren der Seehunde sehr genau untersucht und gefunden, daß man auf große Strecken hin in dem reinen und weichen Sande keine Eindrücke der Vorderfüße findet, was ja doch der

Fall sein müßte, wenn das Tier wirklich auf seinen Flossen ginge. Manchmal legt der Seehund beide Ruder an den Leib und humpelt ebenso rasch vorwärts, als wenn er sie gebrauchen wollte: kurz, zum Gehen sind seine Flossenbeine nicht eingerichtet.“

Ich glaube auch einen morphologischen Befund hier heranziehen zu dürfen. Wir finden nämlich beide Flossen, die hinteren wie die vorderen, vollständig und dicht behaart auf der Ventral- wie auf der Dorsalseite. Da ich nun glaube, die Behaarung der Sohle als primäres Verhalten ansprechen zu dürfen, ihre Haarlosigkeit aber als entstanden durch Abnutzung infolge des Gebrauchs, so dürfen wir auch aus ihrer Behaarung wieder rückwärts auf ihren Nichtgebrauch, wenigstens beim Gehen, schließen. Die Behaarung der Sohlen als irgend welche Anpassung betrachten zu können, halte ich für ausgeschlossen.

Erwähnt muß noch werden, daß sowohl MURIE als auch BREHM übereinstimmend *Phoca groenlandica* eine Ausnahme machen lassen, insofern als sie ihre Vorderflossen als Gehbeine benutze. Hierauf mag wohl auch der oben angeführte Bericht der meisten Forscher und Reisenden zurückzuführen sein, da diese Art die gemeinste, am meisten gejagte und infolgedessen auch beobachtete ist.

Sehr interessant ist nun die Thatsache, daß nur bei dieser Art, also der einzigen, die ihre Vordergliedmaßen beim Gehen zu Hilfe nimmt, die Schwimnhaut ventral sehr spärlich behaart bis nackt ist.

Ziehen wir nun das Ergebnis aus dem bisher Gesagten. Die Seehunde halten sich von allen Robben am meisten im Wasser, am wenigsten auf dem Lande auf, sich hier kaum progressiv bewegend. Sie sind demgemäß am meisten dem Wasser, am wenigsten dem Lande angepaßt. Ihre Gliedmaßen dienen nur zum Schwimmen, nicht zum Gehen.

Wären nun die Endlappen Anpassungen an das Wasser, so müßten sie hier besonders stark, wären sie Anpassungen an das Land, müßten sie am schwächsten entwickelt sein. Wie wir oben (S. 10) gesehen haben, ist das letztere der Fall. Daß sie an den Hintergliedmaßen stärker entwickelt sind, rührt offenbar davon her, daß die vorderen noch ausgiebig als Hände benutzt werden, wobei solche Anhänge doch in hohem Grade hinderlich wären. Daß sie zur Vergrößerung der Schwimnhaut dienen sollen, dürfte wohl kaum der Fall sein. Ist doch diese zwischen ihnen ziemlich tief eingebuchtet!

Die Ohrenrobben, Otariiden, sind nach BREHM von allen Robben „am wenigsten umgebildet“, d. h. am wenigsten dem Leben im Wasser angepaßt. Daß sie dennoch so vortrefflich schwimmen, den Seehunden darin kaum etwas nachstehend, wird in erster Linie erreicht durch die auffallende Biegsamkeit und Gelenkigkeit des bei aller Größe doch sehr schlanken, fast drehrunden, vorn und hinten spitz zulaufenden Körpers. Diese Gelenkigkeit hängt ab „from the unusually lithe and mobile nature of the entire spinal column and ribs, furnished as these are with an abundance of cartilaginous material and fibroelastic ligaments“ (18).

Die Gliedmaßen sind in sehr hohem Grade umgebildet und zwar im Gegensatze zu den Seehunden gerade die vorderen am meisten. Sie sind kaum noch als Hände zu erkennen, sondern völlig flossenartige, schmale, lange Ruderlappen. Die einzelnen Finger sind kaum noch zu unterscheiden. Der distale Rand liegt lateral. Nicht ganz so sehr sind die Hintergliedmaßen umgestaltet, wenn sie immerhin auch mehr Flossen als Füßen ähnlich sind. Alles an ihnen ist sehr verschmälert und verlängert, die Zehen weit spreizbar und noch ziemlich deutlich.

Es ist klar, daß solche Gliedmaßen die Schwimmfähigkeit in hohem Maße fördern müssen. Dabei ist eigentümlich, daß MURIE nur die vorderen eine Rolle beim Schwimmen spielen läßt. Er sagt: „The Sea-lions (and Sea-bears?) progress with extra-ordinary speed by dint of alternate sweeps with their enormous pectoral limbs, the pelvic limbs being kept in abeyance or simply employed as steering-apparatus“ (8).

Es scheint mir dies sehr unwahrscheinlich zu sein. Einmal stünde diese Art zu schwimmen vollständig allein in der Reihe der Wassertiere; dann glaube ich nicht, daß eine so außerordentliche Geschicklichkeit und Gewandtheit, wie sie die Ohrenrobben besitzen, auf diese Art möglich wäre. Zuletzt kann ich nicht einsehen, wie die Hintergliedmaßen sich so sehr zu Flossen hätten umbilden können, wenn sie nicht als solche ausgiebig gebraucht würden. Wenn sich die Hinterflossen etwa ähnlich bewegen würden, wie die Schwanzflosse der Fische, dann wäre ja ein Übersehen dieser Bewegung sehr leicht möglich, um so eher, als die vielmehr ins Auge fallenden Bewegungen der Vorderflossen den Blick von jenen ab auf sich lenken<sup>1)</sup>.

1) Inzwischen kam mir ein Aufsatz von Dr. L. WUNDERLICH: Die Seelöwen im zoologischen Garten zu Köln (Zool. Garten, Nr. 2, 1890) zu Händen, in dem gerade die Thätigkeit der Hintergliedmaßen beim Schwimmen hervorgehoben wird.

## Die Gliedmaßen der Robben.

Auf dem Lande sind die Ohrenrobben gerade das Gegenteil der Seehunde. Sie bewegen sich hier erstaunlich geschickt, hauptsächlich infolge der verhältnismäßig guten Entwicklung und besonders der großen Freiheit der Gliedmaßen. BREHM erzählt von der bekannten, von LECOMTE gezähmten Mähnenrobbe des Londoner zoologischen Gartens: „Sie watschelt, Vorder- und Hinterbeine kreuzweise bewegend, schneller als man erwarten könnte, vorwärts, hält sich auf schmalen Kanten mit vollster Sicherheit fest, schmiegt ihre Flossen jeder Unebenheit des Bodens an und klettert so, ohne ersichtliche Anstrengung, an sehr steilen Flächen empor.“ Wie von BREHM wird diese Kletterfähigkeit auch von allen anderen Beobachtern bewundert. So schreibt FINSCH von den am Eingange des Hafens von San Franzisko lebenden Ohrenrobben (*Otaria Stelleri*): „Selbst der gleichgültigste Besucher lernt zu seiner Verwunderung erkennen, wie die anscheinend so plumpen und ungelenken Riesen die höchsten Spitzen der Klippe erklimmen“ (2). Auch ALLEN (13) und MURIE (8) berichten Ähnliches.

Dem entspricht auch die ganze Lebensweise der Ohrenrobben. Sie sind vorwiegend Küstentiere, die Brandungszone bevorzugend. „Im allgemeinen suchen sie sich Eilande oder auf größeren Inseln solche Küstenstrecken auf, an denen die See mit besonderer Heftigkeit brandet, und erwählen sich dann die unmittelbar über der höchsten Flutmarke gelegenen, möglichst wenig zugänglichen Felsen zu ihren zeitweiligen Wohnsitzen (2).“ Auf das Land gehen sie sehr viel und machen hier sogar größere Wanderungen. Zur Zeit der Geburt und der Begattung leben sie etwa 4 Monate lang fast ununterbrochen auf ihm. Auch die Jungen müssen sehr lange, bis 3 Monate (bei *Ot. jubata*) daselbst bleiben.

Wenn wir nun bei den Ohrenrobben die Endlappen so außerordentlich entwickelt sehen, drängt sich uns fast von selbst der Gedanke auf, daß sie eher Anpassungen an das Land als an das Wasser seien. Ein drittes wäre ja noch denkbar, ob sie nicht beides zugleich und in gleich hohem Grade seien. Indes halte ich auch dies für nicht möglich.

Den anatomischen Bau der Gliedmaßen sahen wir früher speziell auf das Leben im Wasser angepaßt. Nach Anpassungen an das Land müssen wir daher in dem äußeren morphologischen Baue suchen. Zuerst fällt uns da auf die Bildung der Palmar- und Plantarflächen. Ich kann hier nur die ausgezeichnete Beschreibung auführen, die MURIE in seiner Monographie von *Ot.*



jubata giebt und die mehr oder weniger für alle Ohrenrobben gilt (18):

„The palmar surface is nearly flat, almost entirely hairless and minutely striated by cuticular elevations. These run in sinuous but parallel lines, longitudinally or with a moderate curvature, following the contours of the palm. Here and there the ridges interdigitate at acute angles.“

„The sole is devoid of hair from the heel forwards, and like the manus, also covered with hard, callous, black epiderm. This likewise is thrown into fine wrinkles or ridges, which, however, traverse the sole in wavy parallel lines directed from behind forwards. At the calcaneum where they are most pronounced, they assume a radiate direction, and between the phalanges interdigitate frequently.“

Eine solche Bildung ist doch nur zu verstehen, wenn man sie betrachtet als Anpassung an glatten Boden; im Wasser ist nicht der geringste Nutzen aus ihr einzusehen.

Ich möchte auch noch darauf hinweisen, daß, wie MURIE erwähnt, die Palmar- und Plantarflächen völlig haarlos sind und zwar gerade so weit, als sie beim Gehen aufgesetzt werden. Jenseits dieser Grenze beginnt, scharf abgesetzt, dichte Behaarung. So überzeugend kann doch kaum eine andere Thatsache für den ausgiebigen Gebrauch der Gliedmaßen zum Gehen sprechen, sowie dafür, daß wir die Nichtbehaarung der Sohlen von dem Gebrauche herzuleiten haben.

Die Endlappen selbst sind an ihrer ventralen Seite ebenso gestaltet wie die ganze übrige Sohle. Geht hieraus schon hervor, daß sie denselben Zwecken dienen, wie diese, so wird ihre eigentliche Bedeutung uns noch klarer, wenn wir ihr Wirken und Verhalten im Wasser und auf dem Lande vergleichen. Daß die durch Schwimmhaut fast ganz verbundenen Endlappen der Vorderflossen deren Leistung vergrößern, steht außer Zweifel. Indes kann diese Vergrößerung nicht sehr bedeutend sein. Einmal ist der Größenunterschied des durch sie hervorgebrachten Saumes und der Fläche der übrigen Flosse sehr beträchtlich. Dann ist aber dieser Saum, wie wir oben (S. 12) gesehen haben, sehr dünn und elastisch. Dazu liegt er distal, also da, wo er bei jeder Bewegung den größten Weg, natürlich mit der größten Geschwindigkeit zurückzulegen hat, also dem größten Drucke ausgesetzt ist; infolgedessen muß er sich, trotz aller Spannung, beim Schwimmen so zurückbiegen, daß seine ohnehin schon mäßige

Unterstützung noch beträchtlich verringert wird. Ich glaube also nicht zu viel zu sagen, wenn ich behaupte, daß die Endlappen der Hand im Wasser ohne wesentlichen Nutzen sind.

Für den Fuß gilt alles für die Hand Gesagte. Hinzu kommt aber noch, daß die Endlappen schmal und nur zum kleineren Teile durch Schwimmhaut verbunden sind. Da der Fuß beim Rudern ausgebreitet wird, bilden die Endlappen distal an ihm eine Reuse, zwischen deren dünnen, schmalen Stäben hindurch das Wasser, das sie nicht zurückbiegt, bequem ausweichen kann. Hier muß also die geringe Hülfe, die die Endlappen und die an ihnen hinaufreichende Schwimmhaut im Wasser etwa leisten könnten, der mächtigen Wirkung der ganzen Flosse gegenüber gänzlich verschwinden.

Betrachten wir nun ihre Wirkungsweise auf dem Lande, speziell beim Klettern. Daß der breite, flache, elastische Saum der Hand infolge seiner ventralen Furchung etc. das Festhaften auf glatter Fläche bedeutend erleichtern muß und zwar gerade auf Grund seiner Elastizität, liegt auf der Hand. Am Fuße legen sich, wie ich an den im Zool. Garten zu Hamburg befindlichen Ohrenrobber beobachtet habe, beim Gehen sämtliche Zehen dicht aneinander, und damit natürlich auch die Endlappen. Diese bilden also dadurch distal einen großen, zusammenhängenden, elastischen Saum, der die dem Boden aufliegende Fläche ganz beträchtlich vergrößert. Der Nutzen ist offenbar. Indessen ist dies nicht der einzige. Da die Zehen durch die Schwimmhaut verbunden sind, ihre Selbständigkeit also verloren haben, auch ihre Gelenke sehr rückgebildet sind, wäre auch der Fuß, wie die Hand, ein unbehilfliches Organ, wenn nicht eben die Endlappen wären. Sie müssen die Stelle der Zehen vertreten, wozu sie infolge ihrer großen Freiheit, der festen Achse von dichtem Bindegewebe und der an dieser inserierenden Muskeln sehr geeignet sind, indem sie sich jeder Unebenheit des Bodens anschmiegen, sich um jede Steinkante etc. herumbiegen und sich so, unterstützt von der ventralen Furchung, überall anzuschmiegen und festzuklammern vermögen.

Wie sehr auch sonst der Fuß diesen Verhältnissen angepaßt ist, hat MURIE in seiner Monographie (8) ausführlich beschrieben. Zuletzt faßt er alles in folgenden Sätzen zusammen: „It is in fact an adjustment of instrument for terraqueous locomotion. The awkward pedal defect colloquially known as „flat-footed“ in man is a kind of first stage towards the Otary's condition, though

through ligamentous rather than osseous conformation in his case."

Wir haben also gesehen, daß bei den Otariiden, d. h. den Robben, die noch die meisten Anpassungen an das Landleben zeigen, auch die Endlappen am stärksten entwickelt sind, und wie diese ferner im Wasser fast ohne Bedeutung, auf dem Lande dagegen von sehr großer sind. Daß sie also auch vielmehr Anpassungen an letzteres als an ersteres darstellen, scheint mir kaum einem Zweifel zu unterliegen.

Das Walroß, *Trichechus*, steht, in betreff seiner Anpassung an das Wasser, nach BREHM „in der Mitte“ zwischen den See- hunden und den Ohrenrobben. Infolge seines massigen Körpers und seiner Trägheit steht es im Wasser beiden nach; infolge der größeren Freiheit seiner Gliedmaßen übertrifft es auf dem Lande die ersterem bei weitem, wenn es auch die letzteren an Gewandtheit nicht erreicht. Bei seiner ungeheuren, plumpen Gestalt müßten wir erwarten, die Gliedmaßen in hohem Grade zur Bewegung auf dem Lande angepaßt zu finden, vielleicht in noch höherem als bei den Otariiden. Daß dies indes nicht der Fall ist, mag wohl auf seine außerordentliche Faulheit und Trägheit zurückzuführen sein. Das Walroß geht zwar sehr viel ans Land, mehr noch als See- hunde oder Ohrenrobben. Jedoch geht es eben nicht weiter, als es von seinen nachdrängenden Genossen getrieben wird. Je eher, je lieber bleibt es unbeweglich liegen, indem es sich dann „zeit- weilig wirklich tage- oder wochenlang nicht von der Stelle rührt. . . . So pflegen sie, von dem monatelangen Anblick der Sonne oder dem rauschenden Einerlei der Brandung gelangweilt, den größten Teil ihres Daseins zu verschlafen“ (2). Daß wir daher die Glied- maßen nicht allzusehr zu freier Beweglichkeit umgebildet finden, wird nicht Wunder nehmen. Immerhin sind die Anpassungser- scheinungen beträchtlich genug, wie denn auch die Walrosse, wenn sie sich einmal bewegen müssen, durch ihre für die schwerfälligen Tiere doch erstaunliche Behendigkeit und Sicherheit Verwunderung erregen, da sie z. B. ebenfalls zu klettern vermögen. Wie schon erwähnt, besitzen ihre Gliedmaßen ziemlich große Freiheit. Trotzdem ist gerade ihre Kletterfähigkeit allen Beobachtern aufgefallen. Die verschiedensten Ansichten zu ihrer Erklärung wurden laut. Home (5) suchte eine solche zu finden darin, daß an den Hinterfüßen die beiden äußersten Zehen mit ihren Endlappen bedeutend länger sind als die 3 mittleren. Wenn daher das Walroß klettert, so soll es den Fuß zusammenschließen, die beiden äußeren Zehen medial-

wärts umbiegen und fest mit den Spitzen aneinander legen, so daß sie distal die Hand durch einen Bogen abschließen. Dann soll es die Handmitte in die Höhe heben, so daß ein luftleerer Raum entsteht, durch den es sich festsaugt. Da diese Ansicht von K. VON BAER (6) und MURIE (7) zurückgewiesen wurde, so glaube ich, sie ohne weiteres verlassen zu können.

VON BAER legt ebenso wie die meisten Nordpolfahrer das Hauptgewicht beim Klettern auf die Stoßzähne; das Walroß solle sie mit gestrecktem Körper und Hals einhaken und dann an ihnen den Körper nachziehen. Ich halte diese Erklärung aus bionomischen Gründen, auf die hier einzugehen zu weit führen würde, für unwahrscheinlich. BREHM weist sie entschieden zurück. Und selbst wenn etwas Wahres an dieser Erzählung wäre, so wäre doch dieses Hilfsmittel eben nur ein solches; die Hauptsache ist und bleibt doch der Gebrauch der Beine.

Das Verhindern des Ausgleitens sucht K. E. VON BAER in der „großen Friktion, die durch die runzliche Haut und die breiten lappigen Füße hervorgebracht wird“. Darauf glaube auch ich das Hauptgewicht legen zu müssen und kann auch hier wiederum nur die ausgezeichnete Schilderung MURIE's anführen (7):

„The palmar surface is not unlike a parlour shovel in figure. There is a great callous, roughened and warty pad at the proximal end or ball of the hand. From the radial margin, where it is stoutest and roughest, it trends towards the base of the fifth digit. Circumscribed digital pads as in Carnivora there are none; but furrows and ridges traverse obliquely forwards from the pollicial to the opposite side.“

„The sole, indeed, like that of manus, is rough and gnarled. From the os calcis forwards to the proximal ends of the digits there are several deep transverse furrows, and, besides, innumerable smaller sinuous gyrations, forming altogether a scabrous pad“.

Auch daß MURIE eben in dieser Bildung der Hände und Füße die Hauptursache für die sichere Bewegung des Walrosses auf dem Eise und Schnee erblickt, betont er ausdrücklich: „The hind foot of the Walrus acts as a sucker to attach itself to the slippery ice“. Ferner: „We can at least see three opposite subordinate functions, whereby this foot (der Vorderfuß) is well suited to the ice-bound regions which the morse inhabits: First, its great breadth, whereby it may act as a snow shoe, or on uneven ground gain power of purchase by increase of its area. Secondly, its remarkable rough and warty palmar surface affords above every thing

a stay and firm leverage on slippery ground ; no sticking or wrisp of straw used by man to bind round the foot when on smooth ice can equal nature's provision of coarse tegumentary papillae. Thirdly, the angle at which the carpo-metacarpal joint is set, and the very odd manner of foot implanation on the ground, namely, semiretroverted, evidently make it an easier task to go forwards or upwards on a smooth surface than to retrograde."

Ich glaube hier ganz ungezwungen die Endlappen anschließen zu dürfen. Für Bewegungen auf Eis, also auf glatter Unterlage, gilt für sie alles oben für die Ohrenrobben Gesagte, wenn auch nicht in so hohem Grade. Ihre Hauptbedeutung jedoch sehe ich in ihnen als Hilfsmittel bei der Bewegung auf Schnee, also gegen das Einsinken. Beobachten wir daher einmal ein Walroß beim Gehen auf Schnee. Durch das ungeheure Körpergewicht wird jede Gliedmaße tief in den Schnee hineingedrückt. Hierbei ist schon klar, daß die Endlappen vorteilhaft wirken, denn je größer die aufgesetzte Fläche ist, um so weniger wird sie einsinken. Das Einsinken erfolgt in der Richtung von hinten-oben nach vorn-unten. Nun verlegt das Tier sein Körpergewicht nach vorn, um die Glieder aus ihrer Grube herauszuziehen und vorzusetzen. Durch diese Bewegung werden die Zehen, die ich allein hier heranziehen möchte, noch tiefer in den Schnee hineingedrückt. Wäre nun kein Endlappen vorhanden, endigte also der Fuß mit der festen, starren Phalangenachse, so würden die Zehen tief einsinken, einen hohen, spitz nach hinten emporragenden Schneewall vor sich lassend. Beim Herausziehen, das doch in der Richtung von hinten-unten nach vorn-oben erfolgt, hätte der Fuß diesen ganzen Wall zu durchschneiden, was für ein wie das Walroß gebautes Tier doppelt hindernd und ermüdend sein würde. Durch die Endlappen wird die ganze Sache anders. Vermöge ihrer Elastizität sinken sie nicht mit ein, sondern biegen sich nach oben um, den im Wege stehenden Schnee, soweit nötig, vordrängend. Will nun der Fuß in die Höhe, so kann er bequem auf der so geebneten Bahn emporgleiten. Es wirken also die Endlappen wie die Haken an den Spitzen der Schlitt- und Schneeschuhe oder Schlittenläufen.

Diese ganze Betrachtung gilt direkt natürlich nur für den Fuß; denn die Hand wird ja in entgegengesetzter Richtung aufgesetzt. Indes wirken die Endlappen hier in ähnlicher Weise. Dies mag auch die stärkere Ausbildung der Endlappen am Fuße mit erklären.

Die Schwimmfähigkeit des Walrosses ist, wenngleich immer

noch bewundernswert, doch bedeutend geringer als die der übrigen Robben. In erster Linie mag daran schuld sein die ungeheure Massigkeit des Körpers. Mitspielen mag auch die mäßige Größe der Gliedmaßen.

Für die Bedeutung der Endlappen als Schwimmorgane gilt das oben für die Ohrenrobben Gesagte, nur natürlich in soviel geringerem Grade, als hier die Endlappen kleiner sind.

Ausdrücklich betonen möchte ich dann auch hier die schon erwähnte völlige Nacktheit der Palmar- und Plantarflächen, als Beweis für ihre Benutzung auf dem Lande und als Beleg für die Annahme, daß ihre Haarlosigkeit aus Gebrauch herzuleiten sei.

Wir sahen also, daß das Walroß, was seine Anpassungen an das Land, oder seine Geschicklichkeit auf diesem anlangt, zwischen den beiden anderen Robbenfamilien in der Mitte steht, was dasselbe für das Wasser anlangt, am tiefsten. Die Ausbildung der Endlappen hält die Mitte.

Fassen wir nun sämtliche Ergebnisse zu einem Endergebnisse zusammen, so ergibt sich folgendes:

Die Seehunde zeigen in dem Baue ihrer Gliedmaßen keinerlei Anpassungen ans Land, mannigfache ans Wasser. Auf dem ersteren sind sie am wenigsten geschickt, in letzterem am meisten. Die Endlappen fehlen oder sind angedeutet.

Das Walroß zeigt Anpassungen ans Land, ebensowohl als ans Wasser, in beiden die Mitte haltend. Am Lande ist es geschickter als die Seehunde, nicht so geschickt als die Ohrenrobben. Im Wasser erreicht es beide nicht. Die Endlappen sind mäßig.

Die Ohrenrobben zeigen die meisten Anpassungen ans Land recht beträchtliche ans Wasser. Auf ersterem sind sie weitaus die gewandtesten; in letzterem übertreffen sie die Walrosse bedeutend, erreichen aber die Seehunde nicht. Die Endlappen sind am vollkommensten ausgebildet.

Ich glaube, daß diese Stufenreihe kaum noch einen Zweifel daran erlaubt, daß die Endlappen in erster und hauptsächlichster Beziehung Anpassungen an das Land sind, wozu noch kommt, daß wir sie im Wasser fast ganz zwecklos, auf dem Lande von hohem Nutzen fanden. Ist dies richtig, so wird hierdurch der RYDER-WEBER'schen Hypothese der Boden entzogen.

Nehmen wir hierzu die Ergebnisse der histologischen Untersuchung, so glaube ich wohl berechtigt zu sein, in Übereinstimmung

*mit Leboucq und Kükenthal, die Ryder-Weber'sche Theorie zurückweisen zu dürfen, als mit den histologischen und bionomischen Thatsachen in Widerspruch stehend.*

Zum Schlusse sei mir noch gestattet, auf Anpassungerscheinungen zweier anderer Tiere hinzuweisen, die manche Ähnlichkeit zeigen mit den obenerwähnten, bezw. manche dieser leichter faßlich erscheinen lassen.

Die beiden hauptsächlichsten Schneetiere der nördlichsten Gebiete, Eisbär und Eisfuchs, zeichnen sich von ihren Verwandten aus durch außergewöhnliche Verlängerung und Verbreiterung der Hände und Füße. Zugleich sind diese dorsal und ventral dicht behaart. Die an der Peripherie des Fußes stehenden Haare sind bedeutend verlängert und verdickt, alle nach unten gerichtet und stehen besonders dicht, so daß also rings um den Fuß ein dichter, elastischer Kranz steifer, nach unten gerichteter Borsten gebildet wird. Alles dies stellt eine ausgezeichnete Schutzwehr gegen das Einsinken in den Schnee dar. Diesem Zwecke mag auch hauptsächlich die Bindehaut zwischen den Zehen der Eisbären dienen, wie sie denn auch BREHM nicht „Schwimmhaut“, sondern „Spannhaut“ nennt.

Besonders auffallend ist die Behaarung der Palmar- und Plantarflächen, die ich mir lieber als Schutz gegen das Einsinken und durch die geringe Abnutzung auf dem Schnee erklären möchte, als etwa als Wärmeschutz oder ähnliche Anpassung.

## V. Nagelbildungen.

Von hohem Interesse waren für mich die Verhältnisse der Nagelbildungen bei den Flossenfüßern. Wir können hier jede Stufe in ihrer *Umbildung* beobachten, von der typischen Säugetierkralle herab bis zu einfacher, kaum bemerkbarer horniger Epidermisverdickung.

Noch fast völlig normal treten uns diese Gebilde entgegen bei den eigentlichen *Seehunden*, speziell der Gattung *Phoca*. Die Kralle ist noch fast vollständig die der übrigen Säugetiere, speziell der Raubsäuger. Doch sind die ersten Spuren der beginnenden Rückbildung schon bemerkbar. Die Kralle ist zwar noch sehr lang, bis 5 cm, und in seitlicher Richtung stark gekrümmt, schwächer in der Längsrichtung, dabei aber verhältnismäßig dünn (im Querschnitte von höchstens 0,5—0,6 cm Durchmesser), und ragt so weit

frei hervor, daß eine kraftvolle Benutzung, als Waffe z. B., nicht mehr möglich ist. Die der vorderen Gliedmaßen sind etwas größer und stärker als die der hinteren.

Bei einigen Phociden sind schon deutliche Rückbildungen vorhanden. So sind bei *Stenorhynchus* die vorderen Krallen klein, die hinteren in verschiedenem Maße verkümmert.

Bei *Cystophora cristata* sind die Krallen der Hand noch gut ausgebildet, die des Fußes dagegen klein, gerade und stumpf. Bei *Macrorhinus leoninus* sind sie ebenfalls an der Hand noch gut entwickelt, am Fuße aber vollständig verschwunden.

Die Krallen des Walrosses sind kurz, stumpf, schon sehr rückgebildet, am Fuße noch etwas größer als an der Hand.

Die eigentümlichsten Verhältnisse zeigen die Ohrenrobben. Die Krallen der Hand sind fast verschwunden, nur noch „small circular horny disks or rudimentary nails“, oder „small hollows or pits“ (8). Dasselbe gilt für die der äußeren Zehen der Füße. Die der drei inneren Zehen dagegen sind noch sehr wohl ausgebildet. Sie erreichen z. B. bei *Otaria jubata* eine Länge von 3,7—3,8 cm bei einer Breite von 0,75 cm. Dabei sind sie gerade und stark abgeplattet, so mehr nagel- als krallenähnlich.

Wir sehen also, wie die Rückbildung der Krallen nicht in direktem Verhältnisse steht zur sonstigen Anpassung an das Wasser, da doch gerade die Seehunde die stärksten Krallen und die Otariiden die unscheinbarsten Rudimente haben. Dies zeigt auch die Unzulänglichkeit der Behauptung LÉBOUCQ's, wenn er sagt, „*que ces transformations (der Nägel) se trouvent sous l'influence de l'adaptation au milieu*“ (22).

Denn dies wäre nur die indirekte Ursache, wenigstens ist nicht einzusehen, in welchem direkten Zusammenhange die Anpassung an das Wasser und das Schwinden der Nägel stehen sollten. Offenbar steht auch die in Frage kommende Erscheinung nicht in direktem Zusammenhange mit der Umbildung der Gliedmaßen zu Flossen. Denn diese ist z. B. bei den Seehunden zwischen Hinter- und Vordergliedmaßen sehr verschieden, während die Verschiedenheit der entsprechenden Krallen ziemlich unbedeutend ist. Und bei den Ohrenrobben sind gar an derselben Flosse die Nägel höchst verschieden aus-, bzw. rückgebildet. Wir müssen also die direkte Ursache für die mannigfache Ausbildung der Krallen wo anders suchen. An einer Stelle deutet LÉBOUCQ sie an: „*Les ongles des doigts s'atrophient en tant qu'organes devenus inutiles*“ (22). In der That, glaube ich, kann man die



Rückbildung der Nägel ganz ungezwungen erklären durch Nichtgebrauch.

Die Funktionen der Nägel sind im wesentlichen drei:

1) Zum Schutze der Finger- und Zehenenden beim Aufsetzen auf festen Grund. In dieser Richtung erreichen die Nägel ihre höchste Ausbildung im Hufe einerseits und der Grabkralle andererseits. Die erstere Funktion fällt natürlich bei Wassertieren vollständig weg. Inwieweit die letztere von Bedeutung für die Robben ist, werden wir später sehen.

2) Als Waffe, und zwar einerseits zum Angriff auf Beutetiere und andererseits zur Verteidigung gegen Feinde. Die Nahrung der Robben besteht aus niederen Meerestieren, wie Krebsen, Weichtieren, Stachelhäutern etc. und Fischen. Hier können Krallen nicht viel ausrichten: die Beute wird direkt mit den Zähnen erfaßt. Feinde, gegen die sie sich mit Krallen erfolgreich wehren könnten, haben die Robben nicht. Also fällt die Bedeutung als Waffe auch weg.

3) Zum Kratzen, Glätten, Putzen etc. Ist diese Funktion der Nägel im Verhältnisse zu den beiden anderen auch gering, so wird sie doch, glaube ich, vielfach unterschätzt. Und gerade hier bei den Robben, wo die beiden anderen Funktionen so sehr zurücktreten, wird dann diese um so mehr in den Vordergrund treten. Doch ist ihre Wichtigkeit für die einzelnen Familien verschieden.

Die Seehunde nähren sich fast ausschließlich von Krebsen und Schalthieren; von Fischen nehmen sie fast nur Schollen und Butten. Es sind dies lauter Tiere, die in, bzw. auf dem Grunde leben. Es ist daher wohl anzunehmen, daß die Krallen zum Aufwühlen des Bodens benutzt werden, wofür auch ihre außergewöhnliche Länge spricht, die sie rechenähnlich über die Flossen hervorragen läßt.

Da die Haut der Seehunde noch ziemlich normal und mit dichtem Haarkleide bedeckt ist, wird auch die 3. Funktion der Krallen, die des Ordnen und Reinigens des Körpers, hier von Bedeutung sein. In der That ist allen Beobachtern diese Benutzung aufgefallen. Durch die eigentümliche Stellung der Gliedmaßen werden dabei nur die vorderen eine Rolle spielen, wodurch uns die stärkere Ausbildung ihrer Krallen leicht verständlich wird.

Das Walroß mit seiner plumpen Gestalt ist nicht imstande, Fische, die ja auch in den von ihm bewohnten nördlichsten Gebieten fast völlig fehlen, zu seiner Hauptnahrung zu machen; es

ist auf minder schnelle Beute angewiesen. Es bevorzugt also ebenfalls im Grunde wühlende oder auf ihm festsitzende Tiere, oder endlich Aas. Indes hat es zur Gewinnung dieser Nahrung bessere Hilfsmittel als Krallen, nämlich seine Hauer, deren Bedeutung, wie BREHM ausdrücklich betont, abgesehen von der als Waffe, in dieser Wirkungsweise und nicht in der als Lokomotionsorgan zu suchen ist. Diese Funktion der Krallen fällt also ganz weg. Ebenso geht es mit der dritten. Haare besitzt das Walroß nur spärlich oder gar keine; unter der Haut liegt eine dicke Fettschicht und die Haut selbst ist sehr verdickt und lederartig. Daß Krallen da nicht mehr viel ausrichten können, ist klar.

Größere Schwierigkeit macht die Erklärung des Befundes bei den Otariiden. Ihre Nahrung bilden hauptsächlich Fische und gelegentlich Vögel, die sie an den Beinen erfassen und in die Tiefe ziehen sollen (2). Zum Aufwühlen des Grundes brauchen sie also keine Krallen. Dagegen besitzen sie ein dichtes Haar Kleid und ihre Haut ist für äußere Reize noch wohl empfänglich.

Bei allen normal gebauten Säugetieren, wie es die Otariiden im ganzen ja auch noch sind, werden zum Putzen und Reinigen des Körpers aus leicht einzusehenden Gründen vorwiegend die Hintergliedmaßen herangezogen. Von den Zehen werden die drei mittleren bevorzugt. Zu erklären mag dies sein aus ihrer stärkeren Ausbildung und größeren Länge. Auch die Otariiden benutzen, wie alle Forscher und Reisenden berichten, ihre Hintergliedmaßen sehr ausgiebig in diesem Sinne und mögen dabei seit jeher ebenfalls die drei mittleren Zehen bevorzugt haben. Ich glaube, daß auf diese Weise sich ganz ungezwungen die eigentümliche Erscheinung erklären läßt, daß nur diese Zehen wohl ausgebildete Nägel tragen, alle übrigen und die Finger nur spärliche Überreste.

Auch bei den Embryonen bieten die Krallen interessante Verhältnisse dar, wobei trotz aller Verschiedenheiten in den einzelnen Familien sich doch einige wichtige gemeinsame Punkte auffinden lassen.

Bei den Phociden (Fig. 6) sind die embryonalen Krallen ebenso wie die ausgebildeten sehr ähnlich denen der übrigen Krallentiere. Ein wesentlicher Unterschied besteht jedoch zwischen dem embryonalen und dem erwachsenen Zustande. In letzterem kann man deutlich die von BOAS (33) unterschiedenen Teile, Krallenplatte und Sohlenhorn, abgrenzen; es sitzt also der eigentliche Nagel dorsal. Beim Embryo dagegen sind diese beiden Teile nicht oder kaum zu trennen. Der ventrale, dem Sohlenhorn entsprechende

Teil besitzt größere Mengen Pigment; auch ist seine Oberfläche etwas zerrissen, nicht so glatt wie die des dorsalen, der Krallenplatte entsprechenden Teiles. Sonst aber zeigen beide dasselbe Verhalten, chemisch, physikalisch und histologisch. Ferner erstreckt sich noch der ventrale Teil in eine tiefe Einsenkung hinein, die an der Hand gebildet wird durch die hervorragende Fingerbeere, am Fuße durch den angedeuteten Endlappen. Es stellt die Kralle eine hohle Pyramide dar, und in dieser liegt der distale Teil der Endphalanx. Es bildet also die ganze embryonale Kralle ein einheitliches, endständiges Organ.

LEBOUCQ (21, 22) stellt bei seiner Zeichnung der ganzen Hand seines Walroß-Embryos die Kralle dar wie die der übrigen Krallentiere, als einen gekrümmten spitzen Kegel, der an der Dorsalseite der Phalanx frei nach vorn hervorragt. Anders auf seinem Bilde des Längsschnittes durch den Finger. Hier zeichnet er sie als dünne Lamelle, die dorsal dem Fingerende aufliegt und frei über es hinausragt. Ich muß gestehen, daß es mir nicht möglich ist, beide Figuren miteinander zu verbinden. Ein Schnitt durch die auf der ersten abgebildete Kralle kann nie das zweite Bild darbieten, und ebensowenig kann man sich aus dem zweiten Bilde die Kralle des ersten zurück konstruieren. Bei der Schnittfigur ruht der Nagel am Ende des Fingers auf der dorsalen, oberen Fläche einer Papille, die infolge der gestreckten Lage der Endphalanx nach vorn gerichtet ist. Die ventrale oder eigentlich vordere Fläche der Papille bleibt vom Nagel unbedeckt. Zwei Einsenkungen grenzen letztere scharf ab. Aus der hinteren entspringt der Nagel; sie entspricht also dem Nagelfalze. Mit der vorderen steht der Nagel in keinem direkten Zusammenhange. Diese hält LEBOUCQ für das Sohlenhorn: „L'encoche profonde entre celle-ci (der Fingerbeere) et le lit unguéal, remplie de grandes cellules épidermiques, est une formation constante chez tous les mammifères d'après les recherches de Boas; cet auteur l'a désignée sous le nom de Sohlenhorn (corne plantaire).“ Ich glaube nicht, daß diese Auffassung LEBOUCQ's sich mit dem Begriffe deckt, den BOAS mit dem Namen Sohlenhorn verbindet. Nach letzterem ist dies doch nur ein ventraler, weicherer Teil des Nagels und nicht die Epidermiseinsenkung, in die er sich erstreckt.

Ich halte vielmehr diese distale Einsenkung für das, was UNNA (32) „obere Bucht“, KÖLLIKER (29) „distale Grenzfurche“,

ZANDER (34) „ventrale Einsenkung“ nennt, also für das, was beim Menschen der schwachen Rinne am Nagelsaume entspricht.

Ganz anders stellen sich diese Verhältnisse bei meinem Embryo dar. Beim makroskopischen Betrachten der Hand sieht man kurz vor dem Ende der Finger rein dorsal und rein nach oben eine halbkugelige, rings von einer flachen Furche umgebene Papille hervorragen (Fig. 1). Sie wird vollständig, haubenartig, vom Nagel bedeckt. So bildet dieser selbst eine Halbkugel. Spitze oder Schneide ist an ihm nicht zu bemerken. Genau entspricht diesem Bilde auch der Befund an den Schnitten (Fig. 4). Infolge der oben beschriebenen Krümmung des Ungualteiles der Endphalanx ragt die Ungualpapille rein dorsal und rein nach oben hervor. Rings um sie bildet das Rete Malpighi eine tiefe Einsenkung, die zum größten Teile von Epidermiszellen erfüllt ist. Bei den Längsschnitten sieht man sie natürlich nur als proximale und distale Einsenkungen. Aus der proximalen geht der Nagel hervor, legt sich platt über die ganze Papille hinweg, dringt aber nicht in die distale ein, sondern splittert sich über ihr nach vorn-oben ab. Auch hier ist keine Spitze an ihm zu bemerken. Doch ist er an der Umbiegungsstelle verdickt, so die Stelle anzeigend, wo später die Spitze sich bildet. Ein Unterschied zwischen proximalem und distalem Teile, also zwischen Krallenplatte und Sohlenhorn, ist nicht oder kaum zu machen. Der, ersterer entsprechende Teil des Nagels ist nach außen scharf und glatt abgegrenzt, der, letzterem entsprechende beginnt schon an der Umbiegungsstelle in kleinen Hornplättchen und -Fäserchen abzusplintern. Jener ist auch dünner, vielleicht aber etwas fester, dieser dicker, vielleicht aber weniger fest. Doch ist eine scharfe Grenze zwischen beiden nicht vorhanden. Sie gehen unmittelbar ineinander über. Chemisch, physikalisch und histologisch verhalten sie sich ebenfalls ganz gleich, wie Hornsubstanz. Es ist also auch hier der ganze Nagel ein einheitliches, rein terminales Gebilde.

Am Fuße (Fig. 3) ist ein Unterschied nur insofern vorhanden, als, infolge der gestreckten Endphalanx, die Nagelpapille nicht nach oben, sondern, wie bei LÉBOUCQ's Figur, nach vorn hervorragt. Sonst gilt alles für die Hand Gesagte.

Die Schnitte durch den Finger meines unbestimmbaren Embryo (Fig. 5) ergaben, wie schon gesagt, im ganzen dasselbe Bild, das LÉBOUCQ von den Schnitten durch seinen Otariafinger zeichnet. Nur in dem Gebiete des Nagels machen sich auch hier wesentliche Unterschiede bemerkbar. Die Nagelpapille ragt allerdings, wie

bei Phoca, wieder nach vorn hervor, da die Nagelphalanx gestreckt ist. Ganz anders verhalten sich jedoch die sie begrenzenden Einsenkungen. Die proximale ist ähnlich. Die distale zeichnet LEBOUcq ähnlich der bei Trichechus, nur etwas tiefer, aber viel enger, so daß er sagen kann „que la partie cornée intermédiaire entre l'ongle et la pulpe du doigt s'est considérablement réduite de manière à ne plus former qu'une simple encoche épidermique“. Bei meinen Schnitten sieht diese Einsenkung ganz anders aus. Sie wird gebildet durch die weit nach vorn ragende Nagelpapille und den außerordentlich langen Endlappen. Dadurch wird sie allerdings eng, dorsoventral zusammengepreßt, aber auch sehr tief. Ich möchte sie daher eher sehr gut ausgebildet nennen, als „considérablement réduite“, zudem sie noch mehr vertieft wird durch die Einbuchtung des Rete Malpighi. Den Nagel zeichnet LEBOUcq wieder als dünne Hornlamelle, „une lamelle cornée mince dépassant le sommet de la phalange“, die frei nach vorn endigt. Bei mir verhält sich der Nagel wie bei Phoca, d. h. er bedeckt die ganze Nagelpapille, endigt aber nicht wie bei Trichechus über der distalen Einsenkung, sondern dringt tief in sie ein, in ihren Epidermiszellen verschwindend. Hier habe ich auch einen Beweis dafür, daß mein Befund ein natürlicher ist. Der Nagel liegt nämlich noch nicht frei da, sondern ist noch in die Epidermis eingeschlossen, bedeckt vom Eponychium. Dadurch, daß auch dieses sich in die distale Einsenkung hinein erstreckt und in ihren Epidermiszellen auflöst, verhält sich diese Einsenkung viel eher sehr kompliziert als wie „une simple encoche“.

Ein Unterschied zwischen Krallenplatte und Sohlenhorn ist nur insofern aufzufinden, als der letzterem entsprechende Teil etwas pigmentreicher ist. Sonst ist wiederum der ganze Nagel ein einheitliches, rein terminales Gebilde.

Fassen wir wieder zusammen. Wir haben gefunden, daß bei den Robben der ganze Nagel, bzw. die ganze Krallenplatte embryonal noch einheitlich ist und rein terminal steht. Ein Unterschied zwischen Krallenplatte und Sohlenhorn beginnt sich eben erst bemerkbar zu machen.

In seinem „Lehrbuche der Anatomie des Menschen“ sagt GEGENBAUR, sich auf ZANDER stützend: „Die erste Andeutung des Nagels zeigt sich bei Embryonen als eine terminale“, und in seiner Abhandlung „Zur Morphologie des Nagels“ (35) betrachtet er sie phylogenetisch ebenfalls als endständig. An einer anderen

Stelle derselben Abhandlung bemerkt er dagegen: „Man hat kein Recht zu sagen, daß bei den Säugetieren noch endständige Nägel vorkommen.“ Natürlich kann dies also nur für erwachsene Tiere gelten.

Wie sollen wir uns nun die phylogenetische Differenzierung, deren Widerspiel wir in der ontogenetischen vor uns sehen, der ursprünglich einheitlichen Anlage in dorsale feste Krallenplatte und ventrales weiches Sohlenhorn erklären? GEGENBAUR zeigt uns die bewirkende Ursache:

„Es ist diese Rückbildung (des ventralen Teiles zur Hornplatte) wahrscheinlich einer Verschiedenheit der Funktion entsprungen, deren Schwerpunkt auf den dorsalen Teil des primitiven Nagels zu liegen kommt. Es kann leicht verstanden werden, wie bei einer Krümmung der dorsalen Nagelplatte, die sich auch lateral der Endphalange angeschlossen hat, diesem Teile die Hauptfunktion des Nagels beim Scharren oder Graben oder auch beim Anklammern zufällt. Die Krümmung der dorsalen Nagelplatte, deren Kurve von der Krümmung der Dorsalfäche der Endphalanx bestimmt zu werden scheint, wird begünstigt durch die Nichtbeteiligung des ventralen Horngewebes, welches bei dem Wachstum der dorsalen Platte eine mehr passive Rolle spielt. Ich lege absichtlich auf die Funktion der dorsalen Nagelplatte das Hauptgewicht, denn es wäre irrig, dabei das Sohlenhorn in seiner Reduktion eine bedeutende Rolle spielen zu lassen, da wir vielerlei andere in Kurven wachsende Hornteile kennen, bei denen das Horngewebe nicht jene Sonderung in zwei sich gegenüberstehende, strukturell verschiedene Teile besitzt. Genug, die dorsale Nagelplatte stellt jetzt den wichtigsten Teil der gesamten Bildung vor“ (35).

Es würde sich demnach die phylogenetische Entstehungsweise folgendermaßen vollzogen haben:

Die erste Anlage der Nagelbildungen waren einfache Epithelverdickungen und -Verhornungen der Enden der Finger und Zehen zu ihrem Schutze. Je mehr sich die Tiere an reines Landleben gewöhnten, um so mehr wurden diese Schutzeinrichtungen nötig und damit auch ausgebildet. Aber zugleich wurden auch die Anforderungen an sie erhöht: sie wurden Stützorgane. Es ist klar, daß bei jeder Bewegungsweise auf dem Lande ein außerordentlicher Druck von unten nach oben auf die letzten Enden der Gliedmaßen ausgeübt wird, unter dem sie sehr zu leiden gehabt hätten, wenn nicht jener Druck durch passende Einrichtungen auf-

gehoben worden wäre. Er bestimmte die Gestalt der Nagelbildungen. Einmal mußte die dorsale Verhornung noch mehr gefestigt werden. Aber dies allein hätte nicht genügt. Die dorsale Platte mußte sich krümmen, soweit sie nicht schon durch die natürliche Gestalt des Phalangenendes gekrümmt war. Nur dadurch, daß sie eine sphärische Gestalt annahm, kann sie den Druck unschädlich machen. Es wirkt also hier ein ähnliches Prinzip, wie wir es bei unseren Wellblech-Finrichtungen haben, die jedoch aus anderen Gründen nur in einer Richtung gekrümmt zu sein brauchen. Zugleich gewannen die Nagelbildungen durch die sphärische Gestalt und terminale Zuspitzung einen hohen Grad von Elastizität. Wir sehr diese ihnen bei ihrer Thätigkeit zu statten kommt, brauche ich nicht weiter auszuführen. Es genügt, auf die Analogie mit der Schreibfeder hinzuweisen. — Soweit die passive Wirkung der Krallen. Aus der aktiven können wir uns die andere Erscheinung erklären, die Differenzierung in zweierlei Bestandteile. Ich habe oben (S. 34) die drei Hauptverrichtungen der Nagelbildungen erwähnt. Es ist klar, daß zu diesen eine Spitze oder scharfe Kante erforderlich ist. Hätte sich nun mit dem dorsalen Teile des Nagels zugleich der ventrale eben so sehr erhärtet, so wäre ein Organ entstanden, das an allen Seiten der Abnutzung gleichen Widerstand entgegensetzte, bezw. gleich leicht verfehle. Alle diese Bildungen wären also, etwa wie die Spitze eines Bleistiftes, durch den Gebrauch bald stumpf geworden. Ihr Zweck wäre dann verfehlt gewesen. So aber ist die Differenzierung eingetreten, bezw. der ventrale Teil weich geblieben. Dorsaler und ventraler Teil stoßen an der Benutzungskurve zusammen. Der dorsale feste Teil wird langsam abgenutzt, der ventrale weiche Teil rascher. So erhält sich immer eine scharfe Schneide und, je nach der Krümmung, Spitze. Zugleich bietet dann auch das weiche Sohlenhorn ein elastisches Polster dar, das den Nagel und die Endphalanx vor vielen mechanischen Verletzungen schützt. Die Abnutzung des Nagels wird wieder ausgeglichen durch das stetige Nachwachsen, das gemäß der Abnutzung am dorsalen Teile infolge seiner konzentrierten Festigkeit langsamer von statten geht, am ventralen Teile infolge seiner weichen, lockeren Beschaffenheit rascher. — Wir haben also in den Nagelbildungen Organe, analog den Nagezähnen.

Die Rückbildung des Sohlenhornes bei den Affen und dem Menschen sucht man zu erklären durch die starke Entwicklung der Fingerbeere. Ich glaube, daß diese nur die indirekte Ursache

ist. Wir sahen bei manchen Robben die Fingerbeere, als die wir doch nach den trefflichen Ausführungen LEBOUQC's (22) den Endlappen zu betrachten haben, noch ungleich größer, und dennoch war das Sohlenhorn noch wohl entwickelt. Außerdem läßt man dabei die verminderte Krümmung der Krallenplatte, die den Nagel hervorruft, gänzlich unbeachtet, und beide Eigenschaften sind doch eng miteinander verknüpft. Ich glaube, man kann beide Erscheinungen, das Schwinden des Sohlenhornes und die Abflachung der Kralle zum Nagel einfach aus Nichtgebrauch erklären. Die aktive Bedeutung der Kralle ging mehr und mehr verloren, und auch die passive verminderte sich so sehr, daß wenigstens die starke Krümmung unnötig war. Sekundär wurde dann die Abflachung noch gefördert durch die Breitenausdehnung der Fingerbeere. Durch Verlust des aktiven Wertes und durch Umbildung der Fingerbeere zum Tastorgan verschwand dann auch das Sohlenhorn.

Auch für die RYDER-WEBER'sche Hypothese können die Nägel von großem Werte werden. Wäre sie richtig, so müßten bei den Walen Nagelrudimente, wenn vorhanden, natürlich am Ende der 3. Phalanx sich finden, da die weiteren Phalangen ja aus dem Endlappen hervorgegangen wären. Von diesem Gedankengange geleitet, hat LEBOUQC Flossen von Walembryonen untersucht und bei einigen Nagelrudimente beschrieben am distalen Ende der letzten Phalangen. Er schließt daraus mit Recht: „Folglich ist die distale Phalanx der Cetaceen (von ihrer Ordnungszahl abgesehen) mit der Nagelphalanx der übrigen Säugetiere homolog; und es hat keine adaptive Verlängerung der Finger nach dem phylogenetischen Erscheinen der Nägel stattgehabt“ (23). Ich habe dann selbst Hände von Walembryonen, und zwar von *Globiocephalus melas*, *Beluga leucas* und *Balaenoptera rostrata*, wofür ich ebenfalls der Liebenswürdigkeit von Herrn Prof. KÜKEN-THAL zu Danke verpflichtet bin, geschnitten und untersucht, aber nur am Ende des ersten Fingers von *Beluga leucas* etwas gefunden, was ich als Nagelrudiment ansprechen möchte. Da dieser Finger jedoch ganz rudimentär ist, lege ich hierauf kein Gewicht.

---



### Litteraturverzeichnis.

---

1. G. CUVIER, Le règne animal, Tome I.
2. BREHM's Tierleben, 3. Aufl., Band 2. Leipzig und Wien 1890.
3. M. DUVERNOY, Recherches anatomiques sur les organes du mouvement du Phoque commun, *Phoca vitulina* L. Mémoires du Muséum d'Histoire naturelle. T. IX, Paris 1822.
4. J. MURIE, On *Phoca groenlandica* Müll., its modes of progression and its anatomy. Proceedings of the Zoological Society of London, 1870.
5. EV. HOME, Some curious facts respecting the Walrus and Seal, discovered by the examination of specimens brought to England by the different ships lately returned from the Polar Circle. Philosophical Transactions, 1824.
6. K. E. VON BAER, Anatomische und zoologische Untersuchungen über das Walroß (*Trichechus rosmarus*) und Vergleichung dieses Tieres mit anderen See-Säugetieren. Mémoires de l'Académie impériale des Sciences de St. Petersbourg, 1838.
7. J. MURIE, Researches upon the anatomy of the Pinnipeds. Part. I. On the Walrus (*Trichechus rosmarus* L.). Transactions of the Zool. Soc. of London, Vol. VII, 1869.
8. id., Part. II, III. Descriptive anatomy of the Sea-lion (*Otaria jubata*), *ibid.* Vol. VII (1869), VIII (1874).
9. J. CLARK, On the Eared Seals of the Islands of St. Paul and Amsterdam, with a description of the Fur-Seal of New-Zeeland, and an attempt to distinguish and rearrange the New-Zeeland Otariida. Proceedings of the Zool. Soc. of London, 1875.
10. W. A. FORBES, Notes on the external characters and anatomy of the Californian Sea-lion (*Otaria gillepsii*). Transactions of the Zool. Soc. of London, Vol. XI, 1882.
11. FR. E. BEDDARD, On the structure of Hookers Sea-lion (*Arctocephalus Hookeri*). Transactions of the Zool. Soc. of London, Vol. XII, 1890.
12. L. CAMERANO, Ricerche intorno all' Anatomia di un feto di *Otaria jubata* (Forster). Memorie della Reale Accademia della Scienze di Torino, Serie seconda, T. XXXV, 1884.
13. J. A. ALLEN, History of North American Pinnipeds. A monography of the Walruses, Sea-Lions, Sea-Bears and Seals of North

America. U. S. Geological and Geographical Survey. Washington 1880.

14. J. A. RYDER, On the probable origin, homologies and development of the flukes of Cetaceans and Sirenians. The American Naturalist, T. XIX, 1885.

15. — — On the genesis of the extra terminal phalanges in the Cetacea, ibid.

16. ALBRECHT, Über die cetoide Natur der Promammalia. Anatomischer Anzeiger, 1886.

17. M. WEBER, Studien über Säugetiere. Ein Beitrag zur Frage nach dem Ursprunge der Cetaceen. Jena 1886.

18. — — Über die cetoide Natur der Promammalia. Anat. Anz. 1887.

19. H. LEBOUcq, La nageoire pectorale des Cétacés au point de vue phylogénique. Anat. Anz. 1887.

20. — — Über das Fingerskelet der Pinnipieder und Cetaceen. Anat. Anz. 1888.

21. — — Recherches sur la morphologie de la main chez les Pinnipèdes. Studies from the Museum of Zoology in University College, Dundee 1888.

22. — — Recherches sur la morphologie de la main chez les mammifères marins. Archives de Biologie, T. IX, 1889.

23. — — Über Nagelrudimente an der fötalen Flosse der Cetaceen und Sirenier. Anat. Anz. 1889.

24. W. KÖKENTHAL, Über die Hand der Cetaceen. 2 Mitteilungen. Anat. Anz. 1888.

25. — — Über die Hand der Cetaceen. 3. Mitteilung. Anat. Anz. 1890.

26. — — Cetologische Notiz. Anat. Anz. 1890.

27. — — Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Wäلتieren. I. Teil. Denkschriften der medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena, III. Band, I. Abt., Jena 1889.

28. — — Über die Anpassung von Säugetieren an das Leben im Wasser. Zool. Jahrbücher, Band V, 1891.

29. A. KÖLLIKER, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. I. Bd., Leipzig, 1889.

30. G. BAUR, Einige Bemerkungen über die Ossifikation der „langen“ Knochen. Zool. Anzeiger, Nr. 206, 1885.

31. O. SIEDAMGROTZKY, Über die Struktur und das Wachstum der Krallen der Fleischfresser. Berichte über das Veterinärwesen im Königreiche Sachsen für das Jahr 1870, XV. Jahrgang, Dresden.

32. P. UNNA, Beiträge zur Histologie und Entwicklungsgeschichte der menschlichen Oberhaut und ihrer Anhangsgebilde. Archiv für mikrosk. Anatomie. XII. Band, 1876.

33. J. BOAS, Ein Beitrag zur Morphologie der Nägel, Krallen, Hufe und Klauen der Säugetiere. Morphologisches Jahrbuch, Bd. IX, 3. Heft, 1884.

34. R. ZANDER, Die frühesten Stadien der Nagelentwicklung

und ihre Beziehungen zu den Digitalnerven. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abt., I. u. II. Heft, 1884.

35. C. GÖGENBAUR, Zur Morphologie des Nagels. Morphologisches Jahrbuch, Band X, 1885.

36. BRILSTEIN, Handbuch der organischen Chemie. Hamburg u. Leipzig 1881.

---

### Figurenerklärung.

---

#### Tafel I.

- Figur 1. *Trichechus rosmarus*. Embryo, nat. Größe.  
 „ 2. „ „ rechter Daumen, Sagittalschnitt.  
 „ 3. „ „ „ Hallux, „  
 „ 4. „ „ rechte Hand, 2. Finger, Ungual-  
 teil, Sagittalschnitt.  
 „ 5. *Otaria?* rechter Daumen, Sagittalschnitt.  
 „ 6. *Phoca groenlandica*, rechter Hallux, Sagittalschnitt.

# Untersuchungen über *Gymnosphaera albida*, eine neue marine Heliozoe.

Von

Prof. Dr. Chiujeo Sasaki aus Tokio <sup>1)</sup>.

(Aus dem Zoologischen Institut in München.)

Mit Tafel II.

---

In den kleinen Seewasseraquarien des Münchener zoologischen Instituts, deren Inhalt aus Rovigno in Istrien stammte, entwickelte sich eine kleine Heliozoe in solchen Mengen, daß ich auf den Rat von Herrn Prof. HERTWIG das Tier zum Gegenstand einer ausführlicheren Untersuchung machte; ich kultivierte die Tiere in einem besonderen Cylinderglas, in dem sie sich während des ganzen Winters 1890/91 und besonders lebhaft im Frühjahr 1891 vermehrten. Sie fanden sich hier mit ihren Pseudopodien auf dem Boden oder an den Wandungen des Glases, seltener an Algenfäden angeheftet; zeitweilig lösten sie sich auch ab, um im Wasser ganz frei zu schweben. Die Untersuchung wurde teils an lebendem, teils an konserviertem Material angestellt. Da die lebenden Tiere unter gewöhnlichen Verhältnissen ganz undurchsichtig sind, machte ich sie durch vorsichtiges allmähliches Pressen der Beobachtung zugänglich, indem ich die zur Verwendung kommenden Deckgläschen mit Wachsfüßchen versah, welche ich durch Erwärmen so lange

---

1) Vorliegende Arbeit hat mir Herr Dr. SASSAKI im Juli 1891 vor seiner Rückreise nach Japan zurückgelassen, mit der Bitte, die Veröffentlichung zu besorgen. Da Herr Dr. SASSAKI die deutsche Sprache nicht genügend beherrschte, bedurfte das Manuskript einer vollkommenen Umarbeitung. Infolgedessen hat sich die Veröffentlichung der Arbeit über ein Jahr lang verzögert, weil ich anderweitig sehr in Anspruch genommen war.

B. HERTWIG.

erniedrigte, bis der geeignete Grad der Abplattung erreicht war und man deutlich die Achsenfäden der Pseudopodien bis ins Centrum des Tieres verfolgen konnte. Beim Konservieren benutzte ich fast ausschließlich Pikrinessigsäure, da sich Chromosmiumsäure, Osmiumsäure, Platinchlorid und andere Reagentien als wenig geeignet erwiesen. Zum Färben der Kerne diente hauptsächlich Boraxkarmin. Die völlige Undurchsichtigkeit der konservierten Tiere, welche auch bei Aufhellung in Nelkenöl fortbestand, machte die Anfertigung von Querschnitten notwendig, welche sich nach Einbettung in Paraffin in genügender Feinheit herstellen ließen. Die Schnitte durch die zuvor mit Boraxkarmin gefärbten Objekte wurden nach dem Rat von Herrn Prof. HERTWIG auf dem Objektträger noch einmal mit einer Auflösung von Methylgrün in Nelkenöl nachgefärbt. Dieses Verfahren ermöglicht, die in Karmin farblos bleibenden Strukturen (die Achsenfäden der Pseudopodien und das mit denselben in Verbindung stehende Ausstrahlungscentrum) in besonders schöner Weise deutlich zu machen. Wenn man nämlich den Überschuß des Methylgrüns durch ein Gemisch von Nelkenöl und Xylol in vorsichtiger Weise auswäscht, erhält man Präparate, auf denen die durch das Karminrot gefärbten Teile vermöge der Nachfärbung in der Methyllösung einen violetten Ton angenommen haben, während alles, was im Karmin farblos geblieben war, nunmehr spangrün erscheint. Derartig hergestellte Präparate lassen sich einige Wochen erhalten, verlieren aber schließlich auch die letzten Spuren der Methylgrünfärbung.

Das Tier vermochte ich mit keiner bekannten Heliozoe zu identifizieren. Im Mangel eines Skelets und in der Vielkernigkeit stimmt es mit den Actinosphären überein, unterscheidet sich aber von ihnen durch den Mangel der charakteristischen schaumigen Beschaffenheit des Protoplasmas und durch die Anwesenheit eines dort fehlenden Ausstrahlungscentrums für die Achsenfäden der Pseudopodien. Ich sehe mich daher veranlaßt, für das Tier ein neues Genus aufzustellen und es auf Grund seiner weißlichen Farbe *Gymnosphaeria alba* zu nennen.

Mit unbewaffnetem Auge kann man die Gymnosphären in den Zuchtgläsern deutlich als kleine weiße Punkte erkennen, doch erreicht der Durchmesser des kugeligen Körpers nur ausnahmsweise die Größe von 0,14 mm, meist ist er wesentlich geringer. Umgeben ist der Körper von einem dichten Wald feiner, spitzer Pseudopodien, die unter normalen Verhältnissen sich weder verästeln noch Anastomosen bilden; sie können 5—6mal so lang

werden, wie der Durchmesser des Körpers beträgt, sind reich an ziemlich lebhaft strömenden Körnchen und von Achsenfäden gestützt, auf deren Verhalten ich sogleich bei Besprechung des feineren Körperbaues noch zurückkommen werde.

Am Körper des Tieres kann man schon unter normalen Verhältnissen (Fig. 1) drei Teile unterscheiden, die wir als Markschicht, Rindenschicht und Hüllschicht unterscheiden wollen. Die Markschicht leuchtet als eine lichte Kugel aus der trüberen Rindenschicht hervor, welche die Hauptmasse des Körpers bildet. Die Rindenschicht wiederum wird von der schmalen, durch Körnchenreichtum aber besonders ausgezeichneten und daher besonders trüben Hüllschicht umgeben. Durch vorsichtiges Pressen des Tieres (Fig. 2) wird die Scheidung in drei Schichten sehr viel deutlicher; namentlich erweisen sich jetzt Rinden- und Hüllschicht durch eine haarscharfe Linie getrennt, während Rinden- und Markschicht mehr allmählich in einander übergehen. Als Ursache der scharfen Trennungslinie ist nur die verschiedene Beschaffenheit des Protoplasmas anzusehen, dagegen ließ sich keine trennende Membran (gleichsam als eine Art Kapselmembran) nachweisen, deren Existenz auch durch die Beobachtung der Nahrungsaufnahme widerlegt wird. Wenn die Pseudopodien irgend eine Beute, z. B. kleine Infusorien, erfaßt haben, wird dieselbe zunächst der Hüllschicht zugeführt, aus der sie dann weiter in die Rindenschicht transportiert wird, was bei Anwesenheit einer trennenden Membran schwerlich möglich wäre. Ein Überwandern in die Markschicht wird dagegen nicht beobachtet. Solange Infusorien nur von der Hüllschicht umschlossen werden, kann es vorkommen, daß sie sich durch kräftige Bewegungen wieder befreien.

Die Hüllschicht besitzt eine unbedeutende Dicke, die zudem noch an den einzelnen Stellen des Körpers variiert. Von ihr ist als wichtig nur das Eine hervorzuheben, daß ihre körnchenreiche Masse sich in die Pseudopodien fortsetzt. Komplizierter ist der Bau von Mark- und Rindenschicht.

Die Markschicht ist eine äußerst feinkörnige, in Karmin sich gar nicht färbende Masse und umschließt eine sehr interessante, in ihrem Bau nicht leicht zu verstehende und auch von mir nicht völlig aufgeklärte Struktur: das Ausstrahlungscentrum für die Achsenfäden der Pseudopodien. Am gepreßten, lebenden Tier sieht man genau im Centrum des Körpers ein Korn und von demselben ausstrahlend äußerst feine Fäden, welche in radialer Richtung verlaufen und durch Mark- und Rindenschicht bis in die Pseudo-

podien hineindringen. Zahl und Feinheit der Fäden ist so groß, daß es trotz ihres gestreckten Verlaufs unmöglich ist, sie einzeln genau in ganzer Länge zu verfolgen.

Ich habe nun weiter die Ausstrahlungsfigur an Tieren, welche in Pikrinessigsäure konserviert und in Boraxkarmin tingiert waren, auf feinen Querschnitten untersucht. Auf einem Querschnitt, der genau durch den Mittelpunkt gegangen war, sah man dann Folgendes: in der Rindenschicht hie und da Reste der Achsenfäden, in der Marksicht eine dieselbe zum kleinsten Teil ausfüllende Figur, welche außerordentlich an das „Centrosoma“ + „Archoplasmakugel“ BOVERI's, das „corpuscule polaire“ + „sphaire attractive“ v. BENEDEN's erinnert. Inmitten der Figur liegt eine helle Stelle, welche ab und zu auch wie eine kleine Kugel äußerst feiner, staubförmiger Teilchen aussieht. Um den oben gezogenen Vergleich durchzuführen, müßte man sie mit dem Centrosoma in Parallele bringen; sie ist jedenfalls das auch am lebenden Tiere beobachtete centrale Korn. Das Centralkörperchen ist in einiger Entfernung umhüllt von einer Art Kugelschale, einem breiten Grenzkontur, von dem man am lebenden Tier gar nichts wahrnimmt. Vom Centralkörperchen entspringen Achsenfäden; zunächst sehr fein, verdicken sie sich nach außen ein wenig und treten so durch die Kugelschale hindurch, ohne aber durch die äußeren Teile der Marksicht bis in die Rindenschicht verfolgbar zu sein. Vielmehr hören sie gleich außerhalb der Kugelschicht fein zugespitzt auf; nie kann man einen Zusammenhang mit den in der Rindenschicht vorhandenen Resten der Achsenfäden erkennen. Es macht den Eindruck, als ob die Achsenfäden infolge der Reagentienbehandlung stark verkürzt seien, als ob dabei ein Teil am Centralkörperchen geblieben sei, ein anderer Teil sich abgelöst hätte und in der Rindenschicht verblieben wäre. Ganz unerklärlich bleibt der äußere Kontur, der ja beim lebenden Tier gar nicht zu erkennen ist.

Zum Teil wird übrigens das wechselnde Aussehen der Ausstrahlungsfigur durch Verschiedenheit der Entwicklungszustände veranlaßt, worauf ich bei der Fortpflanzungsgeschichte noch zurückkomme, bei welcher die Figur eine wichtige Rolle zu spielen scheint.

Die Rindenschicht ist gleichmäßig körnig, am feinsten gekörnelt in ihrem an die Marksicht grenzenden Teil. Da letzterer zugleich sich besonders intensiv in Karmin färbt, stärker als die nach außen gelegenen Teile, so wird an gefärbten Schnittpreparaten

die sonst verwaschene Grenze von Rinden- und Markschrift auffallend deutlich, da letztere, wie oben erwähnt, ganz farblos bleibt. Die lichtere, periphere Zone der Rindenschicht enthält Vakuolen und Kerne. Die Vakuolen umschließen ab und zu noch Reste von Nahrungskörpern, wodurch es wahrscheinlich wird, daß sie zum Teil wenigstens aus Nahrungsvakuolen hervorgegangen sind. Kontraktile Vakuolen wurden nicht beobachtet. Die Zahl der Kerne ist namentlich bei größeren Tieren eine sehr bedeutende und mag viele Hundert betragen; ihre Größe nimmt mit zunehmender Zahl ab. Sie sind kugelig oder oval und bestehen zum größten Teil aus einer granulierten, in Karmin sich schwach färbenden Masse (Fig. 4). Dicht unter der Oberfläche liegt eine Chromatinanhäufung in Gestalt eines linsenförmigen Körpers, der durch einen lichten Zwischenraum vom schwach gefärbten Gerüst des Kerns getrennt wird. Manchmal findet man auch zwei solche nucleolusartige Körperchen in einem Kern.

Von Fortpflanzungserscheinungen habe ich nur Teilungen beobachten können. Ich begegnete denselben am häufigsten in den Monaten Februar und März und zwar da wieder am häufigsten in den frühen Morgenstunden, während später, namentlich im Lauf des Nachmittags, ich nur ausnahmsweise eine Teilung auffand. Der Prozeß verläuft ziemlich rasch, meist innerhalb 30 Minuten, selten nimmt er eine Stunde in Anspruch; er beginnt mit einer ovalen Streckung des Körpers; darauf folgt eine ringförmige Einschnürung, die, rasch vorwärtsschreitend, den Körper in zwei ungefähr gleichgroße Stücke zerlegt. Einige Zeit ist noch eine schmale protoplasmatische Verbindungsbrücke vorhanden, bis auch diese sich verdünnt und einreißt, worauf die Teilprodukte nach entgegengesetzten Richtungen auseinanderstreben.

Um nun auch die Vorgänge, welche sich während der Teilung im Innern abspielen, zu verfolgen, habe ich mich bei der Undurchsichtigkeit des Körpers zur Querschnittsmethode entschließen müssen; ich habe etwa hundert Individuen, bei denen ich wegen ihrer Gestalt auf beginnende Teilung rechnen konnte, in Querschnitte zerlegt und habe dabei Veränderungen an der Ausstrahlungsfigur der Marksubstanz nachweisen können, die man wohl sicher mit der Teilung in Zusammenhang bringen muß.

Bei mehreren Exemplaren war die Ausstrahlungsfigur nur insofern verändert, als die radialen Fäden keinen geraden Verlauf einhielten, sondern sämtlich und zwar alle in gleicher Richtung gebogen waren (Fig. 7).



Bei einem Tier von mäßiger Größe (0,12 : 0,13 mm Durchmesser) war die gesamte Figur oval ausgezogen, desgleichen das Centralkörperchen (Fig. 8). Letzteres war unverhältnismäßig groß, die Umgrenzung der Figur dagegen vergleichsweise klein, während die ausstrahlenden Fäden sich weit über den Grenzkontur verfolgen ließen.

Die Streckung zu einem Oval kann man als ersten Schritt zu einer Teilung auffassen. Im weiteren Verfolg hätte man eine bisquitförmige Einschnürung erwarten müssen. Ein solches Stadium, an dessen Existenz ich selbstverständlich nicht zweifle, habe ich nun nicht beobachten können, wohl aber habe ich ein Tier mit zwei Ausstrahlungscentren geschnitten (Fig. 9). Der Körper des Tieres war oval und zeigte eine ziemlich tief einschneidende Ringfurche. Von den beiden Ausstrahlungsfiguren enthielt eine jede ein großes feingranuliertes Centralkörperchen, von dem kurze, schwach gebogene Achsenfäden ausgingen. Diese fehlten an den einander zugewandten Enden der beiden Centralkörperchen, wodurch ein Raum markiert wurde, in dessen Bereich wahrscheinlich auf einem früheren Stadium ein Zusammenhang der Centralkörperchen bestand. Merkwürdigerweise fehlte an beiden Figuren die Begrenzung nach außen, die wir oben bei der Beschreibung mit einer Kugelschale verglichen haben.

Bei sehr jungen Gymnosphaerien war umgekehrt die Kugelschalenbegrenzung vorhanden, dagegen fehlte das Centralkörperchen, so daß die radialen Fäden hier im Centrum zusammenstoßen konnten.

Aus den mitgeteilten Beobachtungen schließe ich, daß der Teilung des Tieres eine Teilung der Ausstrahlungsfigur vorausgeht, daß dieser sogar eine wichtige leitende Rolle zukommt. Einen Einfluß der Kerne auf den Teilungsprozeß habe ich dagegen nicht feststellen können; ebensowenig habe ich verfolgen können, in welcher Weise die Vermehrung der Kerne beim Wachstum des Tieres erfolgt <sup>1)</sup>.

---

1) Durch die oben referierten Beobachtungen auf die große Ähnlichkeit aufmerksam gemacht, welche zwischen den Ausstrahlungscentren der Heliozoen und den Centrosomen der Zellen besteht, hätte ich Herrn Dr. SASSAKI gern veranlaßt, die Frage an einkernigen Heliozoen, wie z. B. der *Acanthocystis viridis*, weiter zu verfolgen. Hier würde es sich haben feststellen lassen, ob die der Zweiteilung vorangehende Kernteilung in Beziehung zum Ausstrahlungscentrum

Außer Zweiteilung habe ich bei der Gymnosphaera die bei Heliozoen soviel verbreitete Konjugation beobachtet; es vereinigten sich zwei, drei oder mehr Tiere. Beziehungen zur Fortpflanzung habe ich nicht feststellen können.

---

steht oder nicht. Leider fehlte uns das nötige Material. — Hier sei auch bemerkt, daß BÜRSCHLI inzwischen ebenfalls auf die Ähnlichkeit der Centrosomen mit dem Centalkörperchen der Heliozoen aufmerksam gemacht hat. (Verh. d. Naturhist.-med. Vereins in Heidelberg, N. F. Bd. IV, p. 536.)

HERTWIG.

### Figurenerklärung.

---

#### Tafel II.

Fig. 1. Lebendes Tier mit ausgestreckten Pseudopodien; *n* Nahrungskörper. Zeiß DD, Ok. I.

Fig. 2. Lebendes Tier stark gepreßt, um die Ausstrahlungsweise der Achsenfäden der Pseudopodien zu zeigen. Zeiß F, Ok. I.

Fig. 3. Querschnitt geführt durch das Centrum eines in Pikrinessigsäure abgetöteten Tieres; *ax* Achsenfäden der Pseudopodien, *c* Ausstrahlungscentrum der Achsenfäden, *ga* Hüllschicht, *k* Kerne, *m* Markschiebt, *r* Rindenschicht, *va* Vakuolen. Zeiß K, Ok. I.

Fig. 4. Isolierte Kerne nach Färbung mit Boraxkarmin. Zeiß K, Ok. II.

Fig. 5—7. Ausstrahlungscentren verschiedener *Gymnosphaeren*. Zeiß 1/18, Ok. III.

Fig. 8—9. Teilungsstadien von Ausstrahlungscentren. Zeiß 1/18, Ok. III.

---

# Über den Chemismus im lebenden Protoplasma.

Von

Gustav Wendt in Berlin.

---

In einer ersten Mitteilung<sup>1)</sup> wurde damit begonnen, die Hauptunterscheidungsmerkmale zwischen der völlig andersartigen Chemie des Organismus und des Anorganismus klarzulegen und es wurde unter „Chemie des Anorganismus“ unsere chemische Wissenschaft im Allgemeinen, dagegen unter „Chemie des Organismus“ die spezifischen, individuellen Kapillar-Reaktionen im Protoplasma, dem Grundstocke alles tellurischen Lebens verstanden. Die „Chemie des Organismus“ konnte als etwas ganz Besonderes, in seinem Wesen bisher nicht Erkanntes dargethan werden. ROSCOE z. B. sagte neuerdings hierüber bei Gelegenheit der Eröffnung der British Association in Manchester: „Man könnte die Frage aufwerfen: ist irgend eine Grenze dem synthetischen Vermögen des Chemikers gesetzt? Obwohl die Gefahr des Dogmatisierens über den Fortschritt der Wissenschaft sich bereits in zu vielen Beispielen gezeigt hat, kann man doch nicht umhin, zu fühlen, daß für den Chemiker gegenwärtig keine Aussicht besteht, die Schranke, welche zwischen der organisierten und der nicht organisierten Welt aufgerichtet ist, niederzureißen.“

Zunächst sei der Inhalt der erwähnten ersten Mitteilung kurz

---

1) Eine erste Mitteilung von PREYER und WENDT erschien in Chem. News, p. 275 ff., 1891, sowie ferner in „Himmel und Erde“, Jahrg. IV, p. 15 ff.

resümiert: Nachdem die, zu jeder gewöhnlichen chemischen Reaktion unbedingten Erfordernisse festgestellt waren, und zwar als

- 1) Berührung zweier verschiedenartiger Stoffe;
- 2) Lösungs- bzw. Leitungsmittel;
- 3) Elektrisches Strömen;
- 4) Volumänderung;
- 5) Änderung der Wärmeenergie;
- 6) Chemische Massenwirkung

wurde klargelegt, daß eines dieser unbedingten Erfordernisse, nämlich die chemische Massenwirkung, bei den spezifischen Reaktionen im Protoplasma nicht vorhanden ist; daß demgemäß bei diesen Organismusreaktionen kein chemisches Gleichgewicht zustande kommt, kein Ausgleich der Atomenergie, kein Maximum der Entropie möglich ist; daß die spezifische Protoplasma-reaktion in der Kapillare gegenüber der Massenreaktion in der Retorte des Chemikers einem Einzeltourniere der Atome bzw. der Radikale in einem Engpasse gleichkommt gegenüber einer Heerschlacht auf weiter Wahlstatt; daß der Sieger im Einzelkampf die besiegten Atome in seinen Heerbann aufnimmt und daß somit die unendliche Mannigfaltigkeit der Verbindungen erzielt wird.

Weiterhin ergab sich, daß in der heutigen chemischen Wissenschaft bereits eine Reihe von „nicht recht erklärlichen Reaktionen“ auf diese Weise ihre Erklärung finden, und daß besonders sogenannte Kondensationen zum Vergleich mit den individuellen Organismusreaktionen herangezogen werden können.

Endlich wurde auf das Netzwerk, resp. Wabenwerk, die eigentümliche Architektur in der Anordnung der unendlich feinen Haarröhrchen im Protoplasma hingewiesen, als auf den Hauptsitz und die Summe der eigentümlichen, individuellen Organismusreaktionen.

---

Im Nachfolgenden sei zunächst bezüglich der sogenannten Kondensationen und verwandter Reaktionen einiges ausgeführt.

Zu diesem Ende muß zuvor der einzige bisher festgelegte Unterschied zwischen Pflanzenreich und Tierreich bzw. für den Grundstock im Pflanzenreich, dem Phytoplasma, gegenüber dem Grundstocke im Tierreich, dem Zooplasma, besprochen werden, um an der Hand des Gewonnenen Parallelen zu ziehen.

Natürlich kann man hierbei nicht wohl auf die ersten Uranfänge des Pflanzen- und Tierlebens mit ihren unendlich verschlungenen Wechselbeziehungen und Übergängen zurückgehen, da

bei den Urstufen die minutiösen Unterschiede unseren Augen vielfach kaum kenntlich oder noch völlig verborgen sind. Hier können nur einigen, besonders hervorstechenden Eigentümlichkeiten der chemischen Reaktionen von bereits hoch differenziertem Phytoplasma entsprechende Eigentümlichkeiten von hoch differenziertem Zooplasma gegenübergestellt werden. Es ist, kurz gesagt, das allgemein anerkannte Ergebnis, daß die eigentümliche, chemische Arbeit von ausgeprägtem Phytoplasma im großen und ganzen aus Kondensations- und Reduktionsprozessen sich zusammensetzt, während andererseits die spezifische Reaktion des Zooplasma in der Hauptsache auf chemische Spaltungen und Oxydationen hinausläuft.

Wie verhält sich nun auf der einen Seite der Kondensations- und Reduktionsprozeß, auf der anderen Seite die chemische Spaltung und Oxydation im Organismus gegenüber parallelen Vorgängen in der Retorte des Chemikers?

Da fällt zunächst die offenbare Verwirrung bei der Verwendung der Begriffe Kondensation, Oxydation, Reduktion ins Auge. Nicht nur von den Technikern der Farbenfabriken, die mit der Verwirrung angefangen haben, sondern auch von berufenen Vertretern der wissenschaftlichen Chemie werden Kondensationsprozesse der höchsten Kompliziertheit wie z. B. die Bildung des Methylenblaus, der Indamine und Safranine, der Induline und Nigrosine etc., ganz allgemein als Oxydationsprozesse angesprochen. Obwohl z. B. bei der, für die Art der Kondensation zu Indulin einige Aufklärung bietenden Bildungsweise aus Phenylamidoazobenzolsulfosäure durch Erhitzen des Anilinsalzes derselben mit überschüssigem Anilin unzweifelhaft Reduktion stattfindet, behauptet man, daß die Bildungsweise der Induline ähnlich der von Indaminen und Safraninen durch gleichzeitige Oxydation eines Paradiamins und Monamins erfolgt! Selbst wenn bei derartigen Prozessen überhaupt keine Körper, wie etwa Chlorzink, Arsensäure, Nitrobenzol etc., die „unter Umständen“ eine Oxydation herbeiführen können, vorhanden sind, wenn überhaupt keine Zunahme von Sauerstoff erfolgt, ja sogar wenn im Endprodukt überhaupt gar kein Sauerstoff enthalten ist, spricht man von einem Oxydationsprozesse. Man subsumiert ein jedes Minus von Wasserstoff als Oxydation!

Etwas Willkürlicheres läßt sich nicht denken. Man verwischt damit völlig eine Reihe von Unterschieden, die besonders geeignet sein dürften, mehr Licht über die Dunkelheit der so verschiedenartigen Kondensationsvorgänge zu verbreiten.

Und gerade auf der entgegengesetzten Seite, bei der Reduktion der aromatischen Körper besteht ein so offener Zusammenhang mit den Kondensationsprozessen, daß man eine Reduktion ohne Kondensation kaum irgendwo annehmen kann. Gerade hier und nicht bei der „wirklichen Oxydation“ ist man berechtigt, unter Reduktion zugleich Kondensation mit einzuschließen. Wenn irgend etwas feststeht im großen Gebäude der Chemie der aromatischen Reihe, ist es die Thatsache, daß bei der vollständigen Reduktion von Nitro- zu Amidoverbindungen Kondensationsstufen vorhanden sind. Das Ganze des Vorganges stellt unzweifelhaft eine stufenweise Reduktion dar im Verein mit Kondensation und schließlich bei der letzten Stufe eine Auflösung der Kondensation.

Zur Vermeidung von Mißverständnissen sei zum Vorhergehenden hinzugefügt, daß die vorliegende, sehr einfache Kondensation ja allenfalls noch durch die Substitutionstheorie erklärt werden kann, aber keineswegs gemäß der Theorie vorausszusehen oder bedingt war. Sobald jedoch die Verhältnisse komplizierter werden, hört jede Möglichkeit einer auch noch so gesuchten Erklärung allein durch Substitutions- und sonstigen Theorien auf. Daß die Annahme von allen möglichen und unmöglichen, trotz allen Suchens nicht auffindbaren, sogenannten Zwischenprodukten hierbei keine Erklärung giebt, dürfte für jeden organischen Chemiker und insbesondere für den, der in dergleichen Prozessen praktisch gearbeitet hat, außer Frage stehen. Die Theorie der Ätherbildung hat hier hauptsächlich zur Verwirrung beigetragen.

Daß aber selbst bei einem verhältnismäßig so einfachen Prozesse wie dem soeben vorgeführten mit der Substitutionstheorie, sobald man die Vorgänge genau ansieht, in keiner Weise auszukommen ist, sondern daß viel kompliziertere Prozesse — und zwar in überaus vielen Fällen der Hauptmenge nach — vor sich gehen, dafür dürften die bei jedem derartigen Prozesse auftretenden Farbstoffe unwiderlegliche Beweise liefern. Bei jeder Reduktion von aromatischen Nitro- zu Amidoverbindungen treten (und zwar in nicht geringer Quantität) schmierige Farbstoffe auf, die im besten Falle hellgrau, gewöhnlich aber schwarz sind, und zwar in solchen Mengen, daß sie eine große Belästigung für die Fabriken bilden. Was die Zusammensetzung und den Typus dieser Körper betrifft, so ist bisher auch nicht einmal der Versuch einer Erklärung vorhanden. Daß in tausend und abertausend Fällen die berühmten, großen Reaktionsgleichungen an den Tafeln der Laboratorien und akademischen Auditorien nur wenige Prozente des Endproduktes

wiedergeben, während die Hauptmassen ganz und gar nicht berücksichtigt werden, sondern daß höchstens hier und dort einmal die Bemerkung von dem Nebenherauftreten schmieriger resp. harziger Gebilde von unbekanntem Charakter mit einfließt, welchem organischen Chemiker wäre dies unbekannt? Es beruht hierin ein Hauptmangel der heutigen organischen Chemie.

Im Nachfolgenden soll versucht werden, mit der Beseitigung dieser Übelstände den Anfang zu machen. Es wird eine, bereits in der erwähnten ersten Mitteilung angedeutete Theorie aller Arten von chemischen Kondensationen weiter ausgebaut werden, um damit auch die Erklärung für das Zustandekommen der katalytischen, Kontakt- und Fermentprozesse zu verbinden.

Bei allen derartigen chemischen Umsetzungen handelt es sich um Vorgänge, welche durch Kapillaritätskräfte bzw. durch bestimmte kolligative Eigenschaften (nach OSTWALD'S Bezeichnung) der betreffenden Stoffe in ihre besonderen Wege geleitet werden. Bezüglich der kondensierenden Wirkung von Körpern wie Aluminiumchlorid, Chlorzink, Phosphorsäureanhydrid etc. wurde bereits bei Gelegenheit der erwähnten ersten Mitteilung auf die besonderen, starken Kräfte in den kapillaren Räumen, wo außerdem ein teilweiser Ausschluß der chemischen Massenwirkung unzweifelhaft stattfindet, hingewiesen. Daß nun ein flüssiger Körper wie konzentrierte Schwefelsäure genau dieselben Kondensationen wie z. B. wasserfreies, festes Chlorzink hervorzurufen imstande ist, kann nicht anders gedeutet werden, als daß in der konzentrierten Schwefelsäure besondere Kapillaritätswirkungen zur Geltung gelangen. Da konzentrierte Schwefelsäure die zweite von den beiden Eigentümlichkeiten der Kondensationsmittel <sup>1)</sup> besitzt, nämlich die starke Wasseranziehung, bleibt nichts anderes übrig, als in der Flüssigkeit die kolligative Eigenschaft vorauszusetzen, daß ähnliche kapillare Räume wie im festen Chlorzink zwischen den Molekülen sich befinden <sup>2)</sup>. Die ganze Überlegung entspricht den Gleichungen  $a + b = c$ ,  $a + x = c$ , also  $x = b$ ; wenn  $a$  die eine Eigentümlichkeit der Kondensationsmittel, die starke Wasseranziehung,  $b$  die

---

1) cf. die erste Mitteilung.

2) Hier sei bemerkt, daß derartige kolligative Eigenschaften von Körpern wie konzentrierte Schwefelsäure doch unzweifelhaft bei der elektrolytischen Dissoziation, der Bestimmung von Affinitätskonstanten, insbesondere in Bezug auf relative Affinität etc. bestimmte Einwirkungen ausüben werden und zu berücksichtigen sind, was bisher nicht geschehen ist!



andere eigentümliche Eigenschaft, die hohe Porosität bzw. das Vorhandensein von wirklichen kapillaren Räumen bedeutet und endlich  $c$  die Fähigkeit der Kondensation ausdrücken soll.

Die Moleküle der Schwefelsäure müssen ungewöhnlich weit von einander entfernt angenommen werden, so daß kapillare Räume entstehen, in welche andere Moleküle, besonders beim Erwärmen, eintreten können, worauf nun spezielle Kapillaritätskräfte in ihre Rechte treten.

Es dürfte wohl kaum nötig sein, besonders hervorzuheben resp. weiter auszuführen, daß ein Durcheinander- und Zwischeneinanderdrängen der Moleküle, wie es bei homogenen Gasgemengen von der kinetischen Gastheorie und im Einklange hiermit von der modernen Theorie der Lösungen vorausgesetzt wird, ein völlig ander Ding ist, als ein Platzfinden und Platzhaben in den gewöhnlichen Zwischenräumen der Moleküle. Alle speziellen Molekularkräfte, die man wohl mit dem Gesamtnamen „innere Gravitation“ bezeichnen könnte, zu denen in gewissem Sinne auch die unglücklichen Werte „Kohäsion und Adhäsion“ zu zählen wären, treten eben nur innerhalb ganz bestimmter Näherungsgrenzen in Aktion. Sobald eine ganz bestimmte, äußere Grenze überschritten wird, tritt die „äußere Gravitation“, die allgemeine Massenanziehung etc. in ihre Rechte.

Daß übrigens gewisse, schwache Anzeichen von den zur Kategorie der aufgenannten, kolligativen Eigenschaften gehörenden Kräften bei jedem Lösungsmittel vorhanden sind, dafür können z. B. auch die einschlägigen Arbeiten MENSCHUTKIN's zum Beweise dienen, die in der Hauptsache das Resultat ergaben, daß man durchaus nicht von „ganz indifferenten“ Lösungsmitteln sprechen kann, da die Reaktionen mit der Natur solcher Lösungsmittel stets unzweifelhaft im Zusammenhange stehen.

Es giebt noch eine zweite, eigenartige, mit keiner chemischen Theorie bisher im Einklange stehende Wirkung von „nicht organisierten“ Flüssigkeiten auf chemische Verbindungen, die das Gegenteil von Kondensationen, wie sie z. B. die konzentrierte Schwefelsäure hervorruft, nämlich chemische Spaltung bewerkstelligen. Das beste Beispiel hierfür ist die genau studierte Verseifung von organischen Estern. Eine ganz geringe Menge von verdünnter Mineralsäure, z. B. Salzsäure, verseift z. B. den Essigäther in kurzer Zeit vollständig, wobei es unzweifelhaft feststeht, daß die Säure in keiner Weise in chemische Aktion, in keiner Weise mit dem Ester auch nur momentan in einen chemischen Zusammenhang tritt.

Was liegt hier vor? Selbst OSTWALD <sup>1)</sup> sagt hierüber: „wir haben es also mit einer wohl charakterisierten „Kontaktwirkung“ zu thun, bei welcher ein Stoff nur durch seine Gegenwart, ohne daß er sich materiell an der Reaktion bethätigt, zu wirken scheint.“

Es ist sicher, daß die verdünnte Säure zum größten Teile elektrolytisch dissoziiert sein muß. (Auf eine Darlegung resp. Verteidigung der neuen Theorie von den „freien Ionen“ und der „elektrolytischen Dissoziation“ soll hier nicht eingegangen werden, besonders da auch von Tag zu Tag die Gegnerschaft sich mindert. Es sei nur darauf hingewiesen, daß die neue Theorie im großen und ganzen eigentlich eine recht alte ist, da sie bereits 1851 von WILLIAMSON und 1857 von CLAUSIUS aufgestellt wurde und daß sie nur erst neuerdings ihre rechte Würdigung und ihre Erweiterung gefunden hat.)

Die neue Theorie vorausgesetzt, ist die Annahme höchst einfach und auf den ersten Blick plausibel, daß die freien Ionen, so oft sie bei ihrem unruhigen Wandern durch die Flüssigkeit in die Zwischenräume zweier Estermoleküle treten, im Momente des Zwischentretens Kapillaritätswirkungen erzeugen. Hier ist kein individueller, langsamer Kampf vorhanden; die freien, fremdartigen Ionen nehmen keinen Teil an der Reaktion, sie lenken nur die Atome der Estermoleküle momentan aus ihren Bahnen ab, und da die Stabilität der Estermoleküle gering ist, entstehen die unter diesen Umständen denkbar stabilsten, ursprünglichen Verbindungen, der Alkohol und die Säure.

Bei dieser Gelegenheit soll nicht unerwähnt bleiben, daß die gewöhnliche chemische Reaktion einer solchen Kontaktwirkung im Sinne der soeben vorgetragenen Erklärung nahe verwandt ist. Sind die freien Ionen nicht allein nur die Ablenker der Atome aus ihrem Molekularverbande, sondern nehmen dieselben selbst teil an der Reaktion, so entsteht der allgemeine chemische Umsatz nach Maßgabe der allgemeinen Affinität. Auf diese Weise wäre eine mechanische Erklärung des Zustandekommens der chemischen Reaktion in die Wege geleitet! Zugleich würde damit der Begriff der chemischen Affinität endlich eine speziellere Bedeutung erlangen.

In die gleiche Klasse der chemischen Spaltungen, zu welcher die besprochene Verseifung von organischen Estern gezählt werden muß, gehört die viel diskutierte Wirkung der sogenannten „nicht organisierten“ Fermente oder Enzyme. Dieselbe erklärt sich völlig

---

1) OSTWALD, Grundriß d. allgem. Chemie, II. Aufl. 1890, S. 355.

ungezwungen ebenfalls durch kolligative Eigenschaften der besprochenen Art<sup>1)</sup>. Die freien Ionen des in geringer Menge in verdünnter Lösung vorhandenen Enzyms, wie z. B. Pepsin, Ptyalin Diastase etc., werden besonders in hoch konstituierten und leicht, zersetzlichen Molekülen beim Verweilen in den Molekülzwischenräumen Kapillaritätswirkungen hervorrufen. Es werden Ablenkungen der Atome aus ihrem Molekularverbande eintreten, und infolge und nach Maßgabe der Verschiedenheit der vorhandenen Materie resp. der betreffenden Radikale werden neue „festere“ Moleküle oder doch solche entstehen, bei denen das Verweilen der freien Ionen innerhalb der Molekülzwischenräume nicht mehr ohne ein Auseinanderdrängen und damit Aufheben der Kapillaritätswirkungen stattfindet.

Und wie erklärt sich schließlich die Wirkung der „organisieren“ Fermente, z. B. der sogenannten Hefepilze?

Da bei Bierhefe die Breite von gemessenen Pilzen 0,002—0,006 mm beträgt, während die Länge sehr verschieden und verhältnismäßig groß sein kann, ist die Möglichkeit ausgeschlossen, daß die Pilze selbst in den Zwischenräumen der Moleküle Platz finden können, ohne ein Auseinanderrücken der Moleküle zu bewirken. Da ferner nicht anzunehmen sein dürfte, daß z. B. bei der Alkoholgährung von der so geringen Menge der vorhandenen lebenden Pilze gegenüber der schier unendlichen Zahl der Moleküle des gesamten, vergärbaren Materials die Spaltung dadurch hervorgerufen wird, daß das gesamte vergärbare Material die Kapillaren der Pilze passieren müsse — wobei dann Kapillaritätswirkungen und damit Spaltungen auftreten würden. Die Annahme hat keine Wahrscheinlichkeit.

Es bleibt nur der Schluß übrig, daß die Ausscheidungen der Pilze die Fermente darstellen, welche die chemische Spaltung erzeugen. Aber diese Fermente sind anders geartet, wie die bisher betrachteten „Enzyme“. Sie sind, wie alle derartigen Auswurfprodukte, selbst der Umsetzung fähig und gehen bei der Spaltung des vergärbaren Materials selbst allmählich zu Grunde. Die klassischen Untersuchungen PASTEUR's zeigen, daß bei reiner Hefe 6% der vergärbaren Masse in andere Produkte als in Alkohol und Kohlensäure umgewandelt wird und daß ein Verbrauch von Sauerstoff stattfindet. Außerdem ist unzweifelhaft, daß die Spaltung nur vor sich geht, solange die Hefe lebt. Es bleibt absolut nichts

---

1) OSTWALD, Grundriß d. allgem. Chemie, II. Aufl. 1890, S. 273.

anderes übrig, als die selbst des Umsatzes fähigen Auswurfprodukte der Hefepilze bzw. ihre selbst schon gespaltenen Teilprodukte als Fermente anzusprechen.

Ein Überblick über die durch spezielle Kapillaritätskräfte resp. durch gewisse kolligative Eigenschaften hervorgerufenen, einerseits chemischen Kondensationen, andererseits chemischen Spaltungen ergibt, daß zwei ganz verschiedene Arten von chemischem Umsatz durch solche Kapillaritätskräfte in ihre besonderen Wege geleitet werden.

Hier ist nun der rechte Ort, um die Kette, die ihren Anfang bei der Auseinandersetzung über den bisher einzigen, durchgreifenden Unterschied zwischen Pflanzenreich und Tierreich nahm, zu schließen. Was als Hauptunterschied zwischen der chemischen Arbeit von ausgeprägtem Phytoplasma im Vergleich mit der chemischen Arbeit von Zooplasma erkannt war, entspricht den beiden verschiedenen Arten von chemischem Umsatz infolge von speziellen Kapillaritätskräften. Das Phytoplasma kondensiert, das Zooplasma spaltet.

Aber dies geschieht natürlich nur in der Hauptsache, nicht ausschließlich. Selbstverständlich sind und zwar besonders oft im Tierreich beide Arten dieser Reaktionen und dazu noch die Massenreaktionen nebeneinander vorhanden. Z. B. besteht unzweifelhaft im Magen des Säugetiers bei der Durcharbeitung der Nahrung neben der Massenreaktion eine vielseitige Spaltung durch die Einwirkung von „Enzymen“ und Fermenten auf Moleküle mit schwacher Stabilität.

Es wurde bereits hervorgehoben, daß Kondensation und Reduktion sich nicht ausschließen, sondern im Gegenteil, daß die beiden gewöhnlich vereint auftreten. Die starken Kräfte in kapillaren Räumen sind eben bisher auf der ganzen Linie zu wenig in den Kreis der Betrachtung gezogen worden. Es ergibt sich somit die chemische Hauptarbeit des Phytoplasmas als einheitliches Ganze.

Daß im Tierkörper bei chemischer Spaltung von sehr hoch konstituierten, aus 6 und noch mehr Elementen zusammengesetzten Verbindungen, die alle in höherem oder geringerem Grade leicht zersetzlich sind, „wirkliche Oxydationen“ vielfach stattfinden, ist ohne weiteres zuzugeben. Demgemäß erklärt sich Spaltung und Oxydation beim Zooplasma in ungezwungener Weise. Der Unterschied der chemischen Hauptarbeit von Phytoplasma und Zooplasma ist überaus scharf und deutlich.

Zum Schlusse soll die Frage erörtert werden, woher eigent-

lich diese beiden, so ganz verschiedenen Tendenzen, woher die Verschiedenheit der beiden Wege, die der chemische Umsatz unter der Führung von Kapillaritätskräften im Phytoplasma und im Zooplasma einschlägt, eigentlich stammt. Wo liegt der Kreuzweg; und worin beruht im Grunde die Verschiedenheit der beiden großen Heerstraßen, die der Chemismus alles organischen Lebens heute in gleicher Weise benutzt wie vor Jahrmillionen?

Abweichende Formen sowie mannigfache Unterschiede der kapillaren Räume, ferner ein ganz verschiedenartiges Baumaterial liegen für Pflanze und Tier unzweifelhaft vor. Aber Differenzierung der Kapillaren des Protoplasmas ist offenbar auch in jedem noch so ähnlichen und verwandten Individuum vorhanden! Und selbst wenn für je einen hochdifferenzierten Vertreter des Pflanzen- und Tierreiches das gleiche Material für den chemischen Umsatz, ferner die totale Übereinstimmung der Kapillaren, sowie überhaupt aller Funktionen und Organe vorausgesetzt werden könnte (die Realität ist natürlich ausgeschlossen), würde dennoch die „Pflanze“ in anderer Weise chemisch arbeiten wie das „Tier“. Denn die Pflanze „saugt“ ihr Baumaterial an, während das Tier den fertigen Ernährungsstoff in die Kapillaren „hineinpreßt!“. Die Pflanze macht einen viel viel ausgedehnteren Gebrauch von Kapillaritätskräften als das Tier. Eine individuelle, kapillare Saugreaktion ist etwas völlig anderes als eine individuelle, kapillare Druckreaktion. Das Tier hinwiederum benutzt in höherem Maasse nebeneinander die drei verschiedenen Arten des chemischen Umsatzes. Verfolgt man z. B. die bereits besprochenen Prozesse im Magen des Säugetiers, wo also beim Durcharbeiten des Nahrungsmaterials chemische Massenreaktionen und chemische Spaltungen Hand in Hand gehen, so ergibt sich, daß der fertig zubereitete Nahrungsbrei durch die Saugadern der Darmwand angesogen wird. Hierin liegt die Saugreaktion bzw. hierbei eine eigenartige Umsetzung. Nachdem dann schließlich das Endprodukt in die allgemeine Blutzirkulation übergeführt worden ist, sorgt die Kraft des Herzens für die individuelle, kapillare Druckreaktion<sup>1)</sup>.

---

1) Es darf wohl kaum besonders betont werden, daß der grundsätzliche Unterschied zwischen kapillarer Saug- und Druckreaktion keineswegs etwa dadurch eliminiert wird, daß wie z. B. beim Menschen die Pulsationen in den Kapillaren nicht mehr zum Ausdruck gelangen, vielmehr einem kontinuierlichen, langsamen Fließen Platz gemacht haben. Dagegen ist wohl z. B. die Emigration der zu aktiven Bewegungen befähigten Lymphzellen eine Saugwirkung.

Ob nun wohl dieser scharfe Gegensatz von kapillarer Saug- bzw. Steigreaktion und kapillarer Druckreaktion einen prinzipiellen, durchgreifenden Unterschied in der Form und Anordnung der Kapillaren des lebenden Protoplasmas und des hiermit in unmittelbarem Zusammenhange stehenden bedingt, ist bis heute nicht mit Sicherheit auszusprechen. Soweit die einschlägigen Untersuchungen für diese Frage Geltung haben können, scheint allerdings ein prinzipieller Unterschied vorhanden zu sein. Die Gewißheit hierüber kann erst durch weitere, spezielle Vergleichung erzielt werden. Die theoretische Betrachtung ließe wohl erwarten, daß bei der Steig- bzw. Saugreaktion die Gestaltung der Wandungen im Innern des Protoplasmas konkav, nach der Mitte zu eingezogen sein müßten, während bei der Druckreaktion das Gegenteil hiervon, nämlich eine konvexe, nach außen zu gerundete Gestaltung auftreten sollte. Wohlverstanden nur dann, wenn wirklich eine reine Saug- bzw. Druckreaktion zur kontinuierlichen Geltung gelangt und nicht etwa an solchen Stellen, wo gemischte Reaktionen vorwiegend auftreten.

Hierzu sei noch bemerkt, daß bei der kapillaren Saugreaktion im Phytoplasma im allgemeinen die gewöhnliche doppelseitige Diffusion statthaben wird, daß also in der Pflanze ein Durchgang der Lösungen nicht nur von unten nach oben, sondern gleichzeitig von oben nach unten eintreten muß, soweit natürlich einseitig durchlässige Membranen dies gestatten! Dagegen wird bei der kapillaren Druckreaktion im Zooplasma die doppelseitige Diffusion schon durch den Druck allein im allgemeinen aufgehoben bzw. beschränkt sein. Auch hier ist die Festlegung dieser Vorgänge erst von der Zukunft zu erwarten, wenn auch bereits so manche Untersuchungen in dieses Gebiet fallen und auf die Komplikationen in diesen Verhältnissen interessante Schlaglichter werfen. Z. B. ist ja durch Arbeiten von FICK konstatiert, daß bei tierischer Membran zwei verschiedene Arten von Diffusion existieren, 1) Porendiffusion und 2) wirkliche Endosmose, d. h. Diffusion durch die Zwischenräume der Moleküle der Membran! Und natürlich findet gleichzeitig doppelseitige Diffusion im allgemeinen statt.

Der Überblick über den letzten Theil dieser Arbeit ergibt in der Hauptsache die Feststellung des Gegensatzes von kapillarer Steig- bzw. Saugreaktion zu kapillarer Druckreaktion, und somit einen zweiten, inneren Unterschied zwischen Pflanzenreich und Tierreich.

---

Nachdem im Bisherigen die Hauptunterscheidungsmerkmale zwischen der völlig andersartigen Chemie des Organismus und des Anorganismus im großen und ganzen dargelegt worden sind, dürfte es wohl an der Zeit sein, eine Auseinandersetzung mit dem Althergebrachten vorzunehmen, da es in der Natur der Sache liegt, daß einige der heutigen Anschauungen mit der neuen Theorie nicht zusammenstimmen bzw. unnötig geworden sind.

Zunächst sei bemerkt, daß LIEBREICH's Versuche über den toten Raum mit dieser Arbeit allein in dem Zusammenhange stehen, daß das thatsächliche Allgemeinresultat jener Versuche im großen und ganzen im Einklange mit der neuen Theorie sich befindet. Aber um nicht mißverstanden zu werden, nur das thatsächliche Allgemeinresultat, nicht etwa die Versuche im speziellen oder gar die theoretischen Darlegungen. LIEBREICH's überaus spärliche theoretische Ausführungen gipfeln wohl in zwei Sätzen <sup>1)</sup>:

1) „Daß das Zustandekommen jeder chemischen Reaktion nur von einer bestimmten Größe des Raumes an, in welchem sie vor sich gehen soll, aufwärts möglich ist.“

2) „Überträgt man die gewonnenen Resultate auf biologische Vorgänge, so wird man zu dem Schlusse geführt, daß Zellenräume, in denen eine Reaktion vor sich gehen soll, an eine bestimmte Größe gebunden sind, damit nicht ein andersartiger — den normalen gegenüber gewissermaßen degenerativer — chemischer Vorgang statthinde.“

Zunächst ist hier hervorzuheben, daß der erste Lehrsatz dem zweiten offenbar widerspricht. Denn der erste besagt, daß von einer bestimmten Größe, bzw. Kleinheit des Raumes an keine chemische Reaktion mehr statthaben soll. Es ist nun aber ganz unzweifelhaft, daß gerade bei den „biologischen Vorgängen“ die möglichst feinsten Kapillaren vorkommen. Also hebt LIEBREICH seinen ersten Satz auf, wenn er bei „biologischen Vorgängen“ seinen „gewissermaßen degenerativen chemischen Vorgang“ stattfinden läßt! Und in betreff eines etwaigen Neben- bzw. Unter-einander dieser beiden Sätze spricht LIEBREICH sich nicht aus. Auch was ein „gewissermaßen degenerativer chemischer Vorgang“ bedeuten soll, wird nicht erklärt und dürfte LIEBREICH ebenso dunkel sein wie sonst jedermann. Eines aber ist klar, daß der betreffende Ausdruck sich schwerlich dazu eignet, als Schlagwort

---

1) Berl. Akad. Ber. 1889, S. 196.

und springender Punkt in der Erklärung des großen Rätsels vom organischen Leben gelten zu können.

LIEBREICH's sonstige theoretische Feststellungen sind wohl kaum irgendwie glücklich, ganz abgesehen davon, daß überhaupt nur in bezug auf den ersten citierten Satz irgend welche nähere Ausführungen und Begründungen gegeben werden. LIEBREICH sagt z. B. l. c.: „Wenn also die Schlußfolgerung gezogen werden muß, daß für die bestimmte Thätigkeit einer Zelle ein bestimmter Reaktionsraum notwendig ist, so läßt sich daran weiter die Vermutung knüpfen, daß in einer Zelle, selbst ohne differenzierte Umgebung, gewissermaßen einer protoplasmatischen Flüssigkeit, vorausgesetzt, daß wir es mit einer Kugel zu thun haben, jener Form, die von R. VIRCHOW gewissermaßen als ideale Zelle bezeichnet wird, die Reaktionsbewegung im Centrum der Zelle am stärksten sein muß, bei veränderter Gestalt dagegen irgend ein anderer Punkt für die stärkste Reaktionsentwicklung sich finden müsse.“ — Dieser eine Satz stellt das Ganze dar, was von LIEBREICH über diese, mindestens eigentümliche Hypothese überhaupt gesagt wird! Es ist kaum anzunehmen, daß in den gesamten Berichten der Berliner Akademie eine zweite — offen gestanden — derartig leichte, jeder Begründung und jedes Versuches, sie auch nur plausibel zu machen, völlig entbehrende Behauptung zu finden sein dürfte.

Dagegen sind BUDDE's<sup>1)</sup> und ähnliche Angriffe auf die experimentellen Versuche LIEBREICH's in der Hauptsache als nicht sehr zutreffend zu bezeichnen. Es ist ja auch schon von BUDDE selbst der Rückzug angetreten<sup>2)</sup>.

Aus neuester Zeit schlagen in dieses Gebiet von der Einwirkung der Kapillaritätsattraktion auf die chemische Affinität Untersuchungen von EMIL FISCHER und SCHMIDTNER<sup>3)</sup>, ferner von MALFATTI<sup>4)</sup>. Es wird darin die Dissoziation bezw. Zersetzung einer Reihe von Salzlösungen infolge von Kapillarattraktion nachgewiesen, und außerdem werden Beziehungen zur Diffusionsfähigkeit der betreffenden Verbindungen aufgedeckt.

Die neue Theorie von den individuellen Kapillarreaktionen im Protoplasma hat mit den theoretischen Darlegungen LIEBREICH's ebensowenig Gemeinschaft wie mit PFLÜGER's „Selbstersetzung“

---

1) Zeitschrift f. physik. Chemie, 1891, p. 586.

2) Wied. Annal., Bd. 46, p. 176.

3) Lieb. Annal. 272, p. 156.

4) Wien. Akad. Anzeig. 1892, p. 212.



der Moleküle. Der Ausdruck PFLÜGER's steht mit der Grundlage aller modernen Naturwissenschaft, dem Kausalnexus, in diametralem Gegensatz. Und wenn man selbst ein inneres Bestreben nach kontinuierlicher, intramolekularer Umlagerung und dergleichen hypothesieren wollte, wäre das Wort „Selbstzersetzung“ nicht am Platze. Zum wenigsten liegt eine Identifizierung von Ursache und Wirkung vor. Keine chemische Anschauung kann über „Selbstzersetzung“ klar werden. Da wäre es vielleicht schon annehmbarer gewesen, den Begriff Kontaktkraft ausgiebig zu verwerten, weil hierbei doch eine Reihe genau studierter Umsetzungen zur Begriffsbildung helfen kann. Es ist eigentlich erstaunlich, daß eine solche Bezeichnung, nachdem sie einmal von einem bedeutenden Forscher angewendet worden, sich einbürgern konnte.

Auch die alte Theorie von den Micellen oder den Tagmen und Kontagmen <sup>1)</sup> dürfte wohl demnächst ernstlich ins Wanken geraten.

Schon im eigenen Lager der Physiologen, die sich um das Banner „Molekularphysik“ scharen, greift die Skepsis an der Berechtigung der Mizellartheorie immer mehr um sich. SCHWENDENER selbst muß z. B. zugeben <sup>2)</sup>, wie folgt:

„CARL MÜLLER erinnert <sup>3)</sup> zunächst an die Veröffentlichungen von N. J. C. MÜLLER, WIESNER, STRASBURGER, VON HÖHNEL, VICTOR VON EBNER und besonders an die neueste Mitteilung über den Gegenstand von A. ZIMMERMANN, in der Meinung, diese Veröffentlichungen machen es höchst wahrscheinlich, daß bei der optischen Reaktion der Zellmembran auch Spannungsverhältnisse eine bedeutende Rolle spielen können.

1) Der Ausdruck Tagmen rührt von PFEFFER her, in Osmot. Untersuchungen, 1875, p. 32. (Von τὸ τάγμα, der durch Gesetz geordnete Haufe.) NÄGELI brauchte zuerst bei seinen Darlegungen über die Struktur der organisierten Substanzen (Theorie der Gährung, 1859, p. 121, und Ber. der Akad. München, 1862, Bd. 1, p. 311) die Bezeichnungen Atome, ferner Moleküle (oder Pleone, von τὸ πλεόν, die Mehrzahl) und endlich Moleküleverbände; wo Atome die Moleküle der Chemie bedeuteten und NÄGELI's Moleküle demnach Komplexe von Molekülen darstellen sollten. Später verwendeten NÄGELI und SCHWENDENER (Mikroskop, 2. Aufl., 1877, p. 424) für die Molekülkomplexe das Wort Micellen. (Diminutiv von mica, das Krümchen. Übrigens ist auch mica eine landläufige Bezeichnung für Glimmer.) Tagmen und Micellen sind also identisch.

2) Ber. Akad. Berlin, 1889, S. 241.

3) PRINGSHEIM's Jahrb. 1888, S. 497.

WIESNER endlich hebt hervor, daß auch völlig amorphe Substanzen, wie arabisches Gummi, Kautschuk etc., doppelbrechend sein können, und fügt sodann hinzu: „Hier liegen gewiß keine krystallinischen Körper vor, die Doppelbrechung beruht auf Spannungsunterschieden. Solche Spannungsunterschiede sind aber zweifellos in der Zellmembran vorhanden.“ Es wird aber nicht gesagt, wie man sich dieselben vorzustellen habe.“ Weiterhin sagt SCHWENDENER<sup>1)</sup>: „Was den inneren Bau der Membranen betrifft, so hätten die NÄGELI'schen Micelle nach VON HÖHNEL keine Berechtigung mehr, da ja die eingebildeten, molekularen Spannungen die zu beobachtenden Veränderungen vollständig erklären.“

Im Hinblick auf die „eingebildeten Spannungen“ nach SCHWENDENER sei bemerkt, daß zweifellos an den Wandungen der überaus zahlreichen Kapillaren der Zellmembran starke Kondensationen der gasförmigen resp. dampfförmigen oder flüssigen Bestandteile des umgebenden Mediums stets statthaben (cf. hierzu auch die erste Mitteilung über den Protoplasmachemismus). Also, Spannungen im allgemeinen sind stets vorhanden!

„Im übrigen“, führt SCHWENDENER später aus<sup>2)</sup>, „setzt die Doppelbrechung für sich allein weder Micelle noch Molekularnetze, (nach STRASBURGER's Anschauung) überhaupt keinen bestimmten inneren Bau, sondern nur eine Verschiedenheit der Anordnung nach Richtungen voraus.“ SCHWENDENER's „nur Verschiedenheit der Anordnung nach Richtungen“ dürfte aber wohl bei weitem größere Anforderungen, viel mehr Hypothetisches enthalten als die Mizellartheorie!

Die Hauptschwäche der Theorie von den Micellen oder Tagmen scheint aber auf chemischem Gebiete zu liegen. Wenn auch die eigentümliche Gruppe der Kohlehydrate noch heute dem Chemiker so manches Problem zu lösen giebt, wenn auch noch heute NÄGELI's klassische Arbeiten über die Stärke in mancher Beziehung Geltung haben, ist doch unzweifelhaft, daß chemische Anschauung und chemisches Denken nicht nur in gar keinem Zusammenhange mit der Mizellartheorie heute stehen, sondern sogar in krassem Gegensatz zu derselben sich befinden. Da man in der Physiologie die chemischen Feststellungen im allgemeinen nicht mit den physiologischen Ergebnissen in Einklang zu bringen vermochte, scheint

---

1) l. c. S. 659.

2) l. c. S. 702.

man sie nach Möglichkeit beiseite gelassen bzw. vergessen zu haben. Dies dürfte auch für folgenden Satz SCHWENDENER's zutreffen <sup>1)</sup>: „Ebenso hält auch STRASBURGER die Annahme krystal-linischer Micelle für unhaltbar. Er nimmt daher seine Zuflucht zur netzförmigen Verkettung der Molekeln, wie sie die Chemiker für gewisse organische Verbindungen voraussetzen . . . .“ Die Chemie hat nun aber weder jemals etwas über die netzförmige Verkettung der Molekeln angenommen, noch liegt dies bisher in ihrer Aufgabe. Die Chemie kann heute wohl definiert werden als die Wissenschaft von den Beziehungen der Bestandteile der Molekeln. Und diese Bestandteile des Molekularverbandes nennt die Chemie einstimmig seit länger als 50 Jahren Atome. Und eine Verkettung solcher Bestandteile wird von der Chemie nicht nur angenommen, sondern dieselbe ist durch Hunderttausende von Übereinstimmungen so sicher nachgewiesen, wie überhaupt irgend etwas, das nicht von den fünf Sinnen direkt wahrgenommen wird, nachgewiesen werden kann. Die netzförmige Verkettung der Atome endlich betrifft ja nur einen speziellen Fall, dessen Nachweise aber für die moderne Chemie ganz außer Zweifel stehen.

Wenn auch immerhin die Mizellartheorie von einem Manne wie SACHS auf das Plasma übertragen worden ist, muß doch heute vom Standpunkt der praktisch-organischen Chemie aus die Annahme als völlig unwahrscheinlich bezeichnet werden, daß die innere Struktur der Stärke mit der inneren Struktur des Protoplasmas eine auch nur ganz entfernte innere Verwandtschaft besitzen kann. Man hat sich auch in der Physiologie der Erkenntnis nicht verschließen können, daß sehr große Verschiedenheiten bei den Kon-tagmen vorliegen, und z. B. schon dazu bequemen müssen, Unterabteilungen wie die der lebensfähigen und lebensthätigen plasmatischen Gebilde einzurichten.

Die heutige Chemie giebt unumwunden zu, daß der endgültige Beweis für eine Identität bzw. enge, innere Verwandtschaft von Verbindungen nicht durch Analyse und Molekulargewicht allein zu erbringen ist; der endgültige Beweis liegt heute in letzter Instanz in der Identität resp. engen Verwandtschaft der Eigenschaften im allgemeinen und insbesondere der gesamten chemischen Reaktionen. Wenn zwei Substanzen wie Stärke und Plasma, zunächst abgesehen von der völligen Verschiedenheit wichtiger, sonstiger Eigenschaften, eine totale Ungleichheit des ganzen Wesens

---

1) l. c. S. 659.

aller ihrer chemischen Reaktionen aufweisen, liegt darin allein schon ein voller Beweis, daß ihre innere Struktur in irgend welcher engeren Verwandtschaft nicht stehen kann. Gewisse Ähnlichkeiten in der Quellungsfähigkeit beider Körper sind nur in Bezug auf eine Ähnlichkeit gewisser physikalischer Eigenschaften zu deuten. Daß hier ein besonderes Problem vorhanden ist — wer wollte es bezweifeln? Die Sache hängt offenbar mit dem GRAHAM'schen Befunde<sup>1)</sup> bzw. seiner Klassifikation von Kolloiden und Krystalloiden<sup>2)</sup> zusammen. Man könnte ja z. B. sehr wohl Kieselsäure, die aus dem gallertartigen Zustande zur Trockne gebracht ist, als „gestorben“ bezeichnen.

Auf das gemeinsam zu Grunde liegende Problem, welches sich vollständig auf Oberflächenenergie und lose Hydratisierung zurückführen läßt, soll alsbald näher eingegangen werden. Hier sei nur betont, daß die Versuche, hauptsächlich infolge dieses Problems aus der Physiologie im großen und ganzen eine Molekularphysik zu konstruieren, von der Chemie durchaus zurückgewiesen werden müssen. Einzig und allein in der Eigentümlichkeit seines chemischen Umsatzes beruht in letzter Instanz das Geheimnis des organischen Lebens. Assimilation und Dissimilation sind im Grunde genommen nichts anderes als chemische Prozesse; ohne sie können alle anderen Lebensäußerungen nicht von statten gehen. Und deshalb ist es vom chemischen Standpunkte aus nicht verständlich, daß man Körper wie Stärke und Plasma trotz des grundsätzlichen Unterschiedes im gesamten Wesen ihrer chemischen Eigenschaften als analoge resp. eng verwandte Substanzen ansehen kann.

Daß die Erklärung der Quellung in Oberflächenenergie nebst loser Hydratisierung und nicht in einer spezifischen Anziehung zwischen der spezifischen Substanz und dem spezifischen Quellungs- mittel zu suchen ist, dafür dürfte z. B. die Jodstärke sprechen. Ihre Bildung beruht anerkanntermaßen auf einer Oberflächenan- ziehung, gleich wie die Holzkohle allerlei Farbstoffe, verschiedene Salze, Strychnin etc. aus Lösungen aufnimmt. Die Entfärbung der Jodstärke beim Erwärmen und das Zurückkehren der Farbe beim Erkalten wird einerseits durch die größere Löslichkeit des Jods in lose gebundenem Hydratwasser, andererseits durch die bei der Zufuhr von Wärme verminderte Anziehung des Jods verursacht.

---

1) LIEB. Annal. 121, p. 1.

2) NÄÄXL hat leider die Bezeichnung Krystalloide für quellungs- fähige krystallinische Substanzen angewendet!

Der Erklärung dieser Vorgänge von seiten der Mizellartheorie stellen sich wohl unüberwindliche Schwierigkeiten entgegen. Gesetzt, es sei die Harmonie der Bewegungsenergien der Stärke und ihrer Wasserhülle vorhanden, so muß weiter angenommen werden, daß diese Harmonie auch bei andauerndem Erwärmen nicht verloren geht, daß vielmehr die Micelle erhalten bleiben, trotzdem die Verdunstung des Wassers wie gewöhnlich erfolgt. Es müßte also die Wasserhülle beim Erwärmen innerhalb weiter Grenzen erstens einen Teil ihrer Masse verlieren dürfen und zweitens ihre Bewegungsenergie stark verändern können (wie z. B. ihre sehr veränderte Lösungsenergie beweist), ohne Störung der Harmonie im Micell. Dies wäre aber doch nur denkbar, wenn die Bewegungsenergie der Stärke und aller Kontagmen sich beim Erwärmen in gleicher oder ganz ähnlicher Weise ändern würde wie die der Wasserhülle! Selbstverständlich aber ist die Änderung der Bewegungsenergie bei allen Kontagmen verschieden! Und trotz alledem sollte die Harmonie innerhalb weiter Grenzen erhalten bleiben? Diese Annahme dürfte außerhalb des Rahmens der heutigen, allgemeinen Naturwissenschaft liegen. —

Wenn ferner von der Micellartheorie behauptet wird, daß Quellung und Lösung zwei vollkommen analoge Prozesse seien, so kann dies als ein weiteres Anzeichen dafür betrachtet werden, daß die Physiologie an nicht unwesentlichen Punkten den Zusammenhang mit Chemie und Physik verloren hat. Durch den bekannten Versuch von REINKE<sup>1)</sup> steht doch fest, daß lufttrockene Laminarienstücke bei einem Druck von 41,2 Atmosphären 16 Proz. Wasser aufnehmen; daß also die Quellung durch Druck sehr stark vermindert wird, dagegen bei gewöhnlicher Lösung durch Druck das Umgekehrte, mithin eine Vermehrung der Lösung stattfindet. Während ferner bei regelrechter Lösung eines festen Körpers im Wasser, — falls nicht etwa sekundäre von dem Vorgange Lösung völlig unabhängige Prozesse wie Zersetzung und Hydratbildung nebenher laufen, — negative Wärmetönung auftritt, ist bei der Quellung stets das Umgekehrte, nämlich positive Wärmetönung zu beobachten. Außerdem muß hervorgehoben werden, daß gerade die ersten Prozente des Quellungswassers, wie beispielsweise Versuche NÄGELI's<sup>2)</sup> ergeben, die höchste positive Wärmetönung zeigen, daß also wiederum die Vorgänge den gewöhnlichen Lösungsver-

---

1) Bot. Abhandl. von HANSTEIN, Bd. 4, p. 1.

2) Theorie der Gärung, 1859, p. 133.

hältnissen durchaus widerstreben. Demgemäß ist es auch natürlich, daß z. B. der VAN T'HOFF'sche Satz vom osmotischen Druck, die Gesetze des Dampfdruckes, der Gefrierpunkte der Lösungen etc. insgesamt für den „analogen Vorgang“ Quellung nicht gelten.

Andererseits sprechen alle Anzeichen dafür, daß das Endresultat der Quellung als lose bzw. weitgehende Hydratisierung angesehen werden kann. Aus der Betrachtung der gewöhnlichen Hydratationswärme ist zu schließen, daß die Wassermoleküle nicht alle gleichwertig von den Salzmolekülen gebunden werden. Wie z. B. bei Magnesiumsulfat und bei Chlorstrontium das erste Molekül Wasser die größte positive Wärmetönung aufweist, so verhält sich ganz ähnlich die Wärmetönung beim Anfang der Quellung. Ferner ist es zweifellos, daß die Hydratisierung und besonders die lose Hydratisierung durch starken Druck nicht wie die Lösung vermehrt, sondern wie die Quellung vermindert wird. Endlich dürfte im allgemeinen wohl zu wenig bekannt sein, daß sich verhältnismäßig viele anorganische Substanzen den gequollenen bzw. lose hydratisierten Kontagmen direkt an die Seite stellen lassen; d. h. also insbesondere, daß diese Körper z. B. durch Erhitzen, durch Salzlösungen oder durch Substanzen, die kondensierend resp. wasserentziehend wirken, zum Koagulieren gebracht werden können und somit offenbar den gequollenen Aggregatzustand aufzeigen! Und in diesem Aggregatzustande bilden sie die echten anorganischen Repräsentanten der GRAHAM'schen Kolloide! Als solche Substanzen sind hauptsächlich zu nennen die losen Hydrate von Kiesel-, Titan-, Zinn-, Molybdän-Wolframsäure; die losen Hydrate von Aluminium, Eisen, Mangan, Chrom, Antimon etc.; ferner die hydratischen Hydrosulfüre von Arsen, Antimon, Wismut, Kadmium, Quecksilber, Zink, Indium, Wolfram, Molybdän, Platin, Gold, Palladium, Silber, Thallium, Blei, Eisen, Nickel, Kobalt.

Den Schluß dieser Besprechung der Mizellartheorie möge eine Zurückweisung der Behauptung bilden, daß die „vollkommen analogen Vorgänge Quellung und Lösung sogar durch Übergänge miteinander verknüpft sind“, und daß z. B. die Wasseraufnahme von Gummi arabicum einen solchen „Übergang“ darstellt. Was ist nun aber eine dünne Lösung von arabischem Gummi? Sie ist zweifellos nicht das Ergebnis eines einfachen Prozesses, sondern das Endresultat einer Reihe hinter und neben einander laufender Vorgänge, unter denen hauptsächlich Quellung und Lösung figurieren. Und durch solch eine Gemenge von Prozessen

will man einen Übergang von Quellung und Lösung charakterisiert sehen?

---

Im Nachfolgenden sollen einige zu Gunsten der neuen Theorie von den individuellen Kapillarreaktionen im Protoplasma sprechende Thatsachen ihre Stelle finden, da bei Gelegenheit der ersten Mitteilung wohl befürchtet werden konnte, daß durch Häufung von Details die Theorie nicht genügend übersichtlich sich darstellen würde. Deshalb schien es ratsam, für den Anfang nur kurz auf wenige Thatsachen und zwar ausschließlich im Gebiete der Zoologie hinzuweisen, so daß also alles weitere und besonders die Feststellungen der Botanik erst jetzt mehr berücksichtigt werden können.

Zunächst sei es gestattet, ein Wort von SACHS anzuführen, aus dem hervorgehen dürfte, wie erwünscht eigentlich überhaupt nur irgend eine Theorie vom chemischen Umsatz im Protoplasma allen einsichtsvollen und weitschauenden Physiologen sein muß. SACHS sagt <sup>1)</sup>: „das allbekannte und doch in seinem Wesen noch gänzlich unbekannte Protoplasma, diejenige Substanz, welche nach den Forschungen der letzten 40 Jahre den eigentlichen lebenden Körper jeder Zelle darstellt, von der sich nach und nach herausgestellt hat, daß sie der eigentliche Lebensträger sowohl der Tiere wie der Pflanzen ist.“

Die bewundernswürdige Höhe der morphologischen Botanik zeigt sich auch in ihrer Kenntnis vom Phytoplasma. Infolgedessen ist es bereits heute im großen und ganzen möglich, die neue Theorie von der individuellen Kapillarreaktion im Protoplasma wahrscheinlich zu machen, bezw. zunächst den Beweis für das stete Vorhandensein der zur Reaktion nötigen feinsten Kapillaren zu erbringen. Wenn aber bei jedem Phytoplasma feinste Kapillaren in Masse sich vorfinden (die Membransiebe stehen als etwas Besonderes für sich), dürfte es einleuchten, daß diesen Kapillaren in ihrer spezifischen Anordnung auch eine bestimmte und wichtige Funktion zufällt. Und hierin liegt die Plausibilität der neuen Theorie, die dadurch unterstützt wird, daß die Empfindlichkeit des Plasmas gegenüber minutiösen Unterschieden der Temperatur, der Lichtintensität, des elektrischen Stromes, der Konzentration

---

1) Pflanzenphysiologie, 1887, p. 86.

und Zusammensetzung des Materials für den Stoffwechsel etc. ein Analogon nur in der außerordentlichen Empfindsamkeit von Kapillarreaktionen besitzt; auch in bezug auf das eminent feine Unterscheidungsvermögen für ganz geringe Druckdifferenzen hat sich jüngst das Gleiche ergeben <sup>1)</sup>.

Hinsichtlich der feineren Struktur des Cytoplasmas <sup>2)</sup> der Pflanzenzelle allerdings ist heute ein endgiltiges Urteil noch nicht möglich. Wenn auch verschiedene Beobachtungen für das Vorhandensein einer feineren Struktur sprechen, muß doch zugegeben werden, daß erst umfassendere Untersuchungen zu einem abschließenden Resultat führen können. Dagegen steht sowohl für den ruhenden Zellkern als auch für die Chloro- und Chromoplasten <sup>3)</sup> die Existenz einer bestimmten feineren Struktur fest, infolge von vielfachen Untersuchungen, unter denen besonders die Arbeiten von FLEMMING, STRASBURGER, SCHMITZ, GUIGNARD erwähnt werden mögen.

Das Kerngerüst oder Chromatingerüst des ruhenden Zellkernes besteht z. B. nach FLEMMING's <sup>4)</sup> Beschreibung im allgemeinen aus sehr zarten Fäden, „die sich vielfach verästeln und miteinander verwachsen und so ein feines Netzwerk bilden.“ Und auch weiterhin ist bestätigt, daß sich durch direkte Beobachtung ein wahres Netzwerk mit Hilfe der besten derzeitigen Instrumente erkennen läßt. Über die feinere Struktur der Chloro- und Chromoplasten giebt es nicht so viele umfangreiche Untersuchungen, aber auch hier ist eine spezifische Struktur zweifellos und wird bei Chloroplasten als schwammartiges Gerüst beschrieben.

Man kennt nun aber heute wohl überhaupt keine Organismen mit Sicherheit mehr, denen man eine Differenzierung zu Kernsubstanz, bezw. Chloro- und Chromoplasten absprechen kann. In betreff der Pilze äußert ein Forscher wie ZOPF z. B. <sup>5)</sup>: „Es ist noch nicht lange her, daß man allgemein annahm, die Pilzzellen seien, wenige

---

1) P. JENSEN, Über den Geotropismus. Pflü. Archiv, 1898, p. 477.

2) Auf Vorschlag von STRASBURGER wird neuerdings die gesamte Masse des Plasmakörpers, die nach Abzug sämtlicher Einschlüsse übrig bleibt, als Cytoplasma bezeichnet. Von *κύτος*, Höhlung.

3) Bestehen aus den Chlorophyllkörpern und den gelben, roten und braunen Farbstoffkörperchen der Früchte etc.

4) Zellsubstanz, 1882, p. 100 und 113.

5) In SCHENK's Botanik, Bd. 4, 1890, p. 377.



Ausnahmen abgerechnet, kernlos. Heutzutage ist man vom Gegenteil überzeugt, da seit dem Vorgange von SCHMITZ und STRASBURGER die Existenz von Zellkernen in allen Fällen konstatiert wurde, wo man ihnen mit passenden Methoden nachging.“ Und eine besondere Struktur ist bei größeren Pilzkernen unzweifelhaft nachgewiesen. Wo dies bisher nicht der Fall war, darf der Nachweis mit Sicherheit von der Zukunft erwartet werden.

Inbetreff der durchgängigen Differenzierung des Protoplasmas führt VERWORN neuerdings aus<sup>1)</sup>: „Besonders sind, nachdem BÜTSCHLI nachgewiesen hat, daß auch die Bakterien, welche bisher als völlig undifferenzierte Protoplastkörper galten, eine dem Kern entsprechende Differenzierung ihres Körpers besitzen, mit Sicherheit keine Organismen mehr bekannt, denen eine morphologische Differenzierung ihrer Kernsubstanz fehlte.“ Und von der Notwendigkeit des Kerns sagt VERWORN<sup>2)</sup>: „Man kann die physiologische Rolle des Kerns am besten vergleichen mit der eines anderen Zellorganoids, mit der Rolle der Chlorophyllkörper . . . Ebenso wie der Zellkern sind sie überall, wo sie vorkommen, unbedingt notwendig für die „dauernde“ Existenz der Zelle.“

Hinsichtlich der feineren Struktur des Entoplasmas spricht BÜTSCHLI aus, daß sich Spezielleres über die relative Feinheit und weitere Besonderheiten des Wabenwerkes (des Entoplasmas) heute noch kaum mitteilen läßt. Er sagt ferner<sup>3)</sup>: „Die früher geläufige Auffassung des Entoplasmas als einer homogenen, strukturlosen schleimigen Eiweißsubstanz resp. einer Mischung solcher Substanzen muß nach den neueren Erfahrungen modifiziert werden. Auch das Entoplasma besitzt den alveolären Bau der übrigen Körperschichten. Was wir bei Schilderung der Ektoplasmastrukturen über die allgemeine Auffassung des Alveolarwerkes bemerkten, gilt auch für das Entoplasma. Die wabige Struktur des letzteren ist sehr fein; sie erreicht häufig die Grenze unserer optischen Hilfsmittel. Die Maschen- oder Wabendurchschnitte sind unregelmäßig bis regelmäßiger polygonal und ihre Knotenpunkte meist deutlich verdickt. . . .“ Die wabige Struktur BÜTSCHLI's wird von anderen Forschern (LEYDIG, FABRE etc.) als spongiöse, schwamm-

---

1) *Prüf. Archiv*, 1892, p. 115.

2) *l. c.* p. 114.

3) In *BROWN's Tierreich*, 1889, Bd. I, 3, p. 1391.

artige angesprochen. Wie dem auch sei, für die neue Theorie von der individuellen Kapillarreaktion bleibt die Hauptsache, daß eine eigenartige Struktur vorhanden ist, und daß damit der Beweis für die Existenz von spezifischen, kapillaren Räumen in bestimmter, spezifischer Anordnung geliefert sein dürfte!

Und wenn also kein Organismus heute mehr mit Sicherheit bekannt ist, in dessen Protoplasma irgend welche spezifischen, kapillaren Räume, in bestimmter, spezifischer Anordnung fehlen, scheint damit die Berechtigung der neuen Theorie von der individuellen Kapillarreaktion klargestellt zu sein.

---

# Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen am Pinnipediergebisse.

Von

Willy Kükenthal, Jena.

Mit Tafel III und IV.

---

Die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen des Gebisses der Säugetiere, welche ich in den letzten Jahren ausgeführt habe, hatten mich zur Aufstellung der Ansicht geführt, daß das vielzahnige Gebiß mancher Ordnungen, so der Zahn- und Bartenwale, eine sekundäre Erscheinung sei, und ich hatte die Vielzahnigkeit aus der Teilung ursprünglich mehrhöckeriger Backzähne erklärt. In dem vor kurzem erschienenen zweiten Teile meiner „Vergl.-anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen an Waltieren“<sup>1)</sup> hatte ich dieselbe Entstehungsart auch für das vielzahnige Gebiß mancher Edentaten wahrscheinlich gemacht, und die Anlage sogenannter „überzähliger Zähne“ im Robbengebiß als den ersten Beginn desselben Prozesses hingestellt. In letzterem Falle bildete der Mangel entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen eine wesentliche Lücke, und dieser Gesichtspunkt war es, welcher mich bei Abfassung vorliegender Arbeit in erster Linie leitete.

Im Laufe der Untersuchung ergaben sich noch andere Fragen, besonders in Bezug auf Homologisierung der Zähne, welche der Beantwortung harften, und deren Lösung ich ebenfalls versucht habe.

---

1) Denkschriften der Med.-nat. Gesellschaft in Jena, Bd. III, 1893.

Das embryologische Material, welches mir zur Verfügung stand, war freilich ziemlich dürftig, da indes keinerlei Aussicht war, in absehbarer Zeit einen Zuwachs zu erhalten, und da für die Lösung vieler Fragen das vorhandene Material ausreichte, habe ich mich entschlossen, die erlangten Resultate in vorliegender Arbeit zu geben.

## 1. Zur Entwicklungsgeschichte der Bezahnung des Walrosses (*Trichechus rosmarus*).

Unter den Pinnipediern nimmt das Walroß eine ganz isolierte Stellung ein, die es nicht zum wenigsten seinem merkwürdig umgeformten Gebisse verdankt. Vor allem auffällig sind die beiden mächtigen Hauer des Oberkiefers, denen gegenüber die anderen Zähne fast verschwinden. Diese beiden Hauer werden von Alters her und mit Recht als umgeformte Eckzähne angesehen. Auf dem zwischen beiden Eckzähnen liegenden Kiefferrand werden keine weiteren Zähne sichtbar, und erst nach innen und hinten von ihnen treten einige stark abgenutzte Zahngebilde auf. Die allgemeine Form dieser Oberkieferzähne ist eine rundliche, ihre abgeschlossene Krone ragt wenig über das Niveau der umgebenden Gaumenknochen. Sie liegen zum größten Teil auf der Innenseite der Hauer, und ihre Zahl ist gewöhnlich 4. Betrachten wir zunächst diese 4 gewöhnlich vorkommenden Zähne, so sehen wir, daß der erste vollkommen im Zwischenkiefer liegt, so daß wir ihn also seiner Lage nach als Schneidezahn auffassen müssen; die darauf folgenden Zähne sind Backzähne.

Die Bezahnung des Unterkiefers entbehrt der vorderen Zähne vollkommen, da nur 4 den oberen Zähnen entsprechende Gebilde vorhanden sind, deren Kronen ebenfalls, wenn auch nicht in dem Maße abgeschliffen sind, wie die der Oberkieferzähne. Der Grund des Abschleifens liegt darin, daß die entsprechenden Zähne aufeinander stoßen, während sie sonst bei den Pinnipediern alternierend eingreifen.

Es fragt sich nun, ob es Anhaltspunkte giebt, welche gestatten, das stark reduzierte Walroßgebiß mit dem anderer Pinnipieder zu homologisieren. Bei der Annahme einer Reduktion der Zahnzahl aus einem ursprünglich reicher bezahnten Gebisse läßt sich erwarten, daß noch gelegentlich Variabilitäten in der Walroßbezahnung eintreten werden, derart, daß vor oder hinter den 4 beschriebenen Zähnen andere Zähne erscheinen. Das ist in der

That der Fall, und zwar kann sowohl im Oberkiefer wie im Unterkiefer ein gewöhnlich viel kleinerer verkalkter Zahn sowohl vor als hinter den vier beschriebenen Zähnen vorkommen. Ferner ist es von Interesse, entwicklungsgeschichtlich zu untersuchen, in welcher Weise die Anlage der Zähne erfolgt, und in welchem Verhältnis sie zu erster und zweiter Dentition stehen. Zunächst wollen wir die Litteratur berücksichtigen, welche über diesen Gegenstand existiert.

Halten wir uns, unter Vernachlässigung der rein systematischen Arbeiten, nur an die Angaben, welche uns von einer größeren Anzahl von Zähnen, sowie vom Zahnwechsel berichten, so müssen wir mit SCHREBER<sup>1)</sup> beginnen, der zuerst die Schneidezähne des Walrosses entdeckt hat, und zwar als zwei kleine Gebilde, welche im Zwischenkiefer eines ganz jungen Individuums eingepflanzt waren. Diese Beobachtung wurde durch P. CAMPER bestätigt<sup>2)</sup>.

RUDOLPHI<sup>3)</sup> stellte folgende Zahnformel auf:  $\frac{0-0}{0}, \frac{1-1}{0}, \frac{5-5}{5-5}$ ,

hat aber bereits Zweifel, ob nicht der erste bleibende Unterkieferzahn, den er als Backzahn rechnet, vielleicht der Eckzahn sei. G. CUVIER<sup>4)</sup> dagegen nimmt bereits die auch von ihm aufgefundenen Reste der Schneidezähne mit in die Zahnformel auf:  $\frac{2-2}{0}, \frac{1-1}{0}, \frac{4-4}{4-4}$ , was auch von F. CUVIER<sup>5)</sup> angenommen wird.

In Bezug auf die Zahl der Backzähne wurde von KERSTEN<sup>6)</sup> die Beobachtung gemacht, daß bei jungen Walrossen im Oberkiefer jederseits 5 Backzähne vorhanden sind.

Die erste Untersuchung, welche an einem Embryo ausgeführt wurde, stammt von RAPP<sup>7)</sup>. Er fand an einem fast reifen Walroßfötus im Zwischenkiefer 6 Vorderzähne, im Unterkiefer auf einer Seite 3, auf der anderen 2, doch glaubt RAPP, daß hier ein Zahn bereits verloren gegangen ist, so daß die Zahl auch hier insgesamt

1) „Säugetiere“, 1775, Bd. II, p. 260.

2) Kleinere Schriften, 1786, Bd. III, p. 21.

3) Anat.-physiol. Abhandlungen, Berlin 1802, p. 145—147.

4) G. CUVIER, Règne Animal, 1817, Vol. I, p. 167—186.

5) F. CUVIER, Des dents des mammifères, 1825, p. 234.

6) KERSTEN, Capitis Trichechi Rosmari descriptio osteologica, Berolini 1821.

7) RAPP, Über das Zahnsystem des Walrosses. Naturgeschichtliche Abhandlungen, herausgegeben von einer Gesellschaft in Württemberg, Bd. II, 1828, p. 107.

6 beträgt. Die beiden inneren Schneidezähne des Zwischenkiefers verschwinden nach ihm frühzeitig, ohne daß Ersatzzähne erscheinen, dagegen treten solche auf für die beiden anderen Paare der Milchschneidezähne. Den Milchschneidezähnen des Unterkiefers sollen die Ersatzzähne vollkommen fehlen. Den ersten bleibenden Zahn des Unterkiefers, den man bis dahin für den ersten Backenzahn gehalten hatte, faßt RAPP mit Recht als Eckzahn auf und begründet diese Auffassung damit, daß er von den übrigen Backzähnen durch einen größeren Zwischenraum getrennt ist, größere Dicke und Länge besitzt, dicht an dem frühzeitig verschwindenden dritten unteren Schneidezahn steht und auf den äußeren oberen Schneidezahn stößt. Auch soll ihm die flache Vertiefung, welche man an der inneren Seite der Krone der Backenzähne findet, fehlen. Für das erwachsene Tier stellt RAPP zuerst die richtige Zahnformel auf:  $\frac{1-1}{0}, \frac{1-1}{1-1}, \frac{3-3}{3-3}$ .

In Bezug auf die Zahl der Backzähne mehrten sich die Angaben, daß 5 im Oberkiefer vorhanden seien, so von DE FREMERIJ<sup>1)</sup>, dann WIEGMANN<sup>2)</sup> und später STANNIUS<sup>3)</sup>. Letzterer fand an seinem jungen Exemplare vorn im Unterkiefer jederseits 3 zum Teil ausgefüllte Alveolen und pflichtet RAPP auch in der Deutung des ersten bleibenden Unterkieferzahnes als Eckzahn bei.

Die nächstfolgenden Untersuchungen über das Walroßgebiß stammen von OWEN<sup>4) 5)</sup>, von dem besonders die letztcitirte unser Interesse erregt, weil sie an einem sehr jungen Tiere angestellt worden ist. Für das Milchgebiß stellte OWEN die Formel auf:  $\frac{2-2}{2-2}, \frac{1-1}{0-0}, \frac{2-2}{2-2}$  für das permanente:  $\frac{2-2}{2-2}, \frac{1-1}{0-0}, \frac{3-3}{3-3}, \frac{1-1}{1-1}$ .

1) N. C. DE FREMERIJ, Bijdragen tot de natuurlijke geschiedenis van den Walrus en de kennis der verscheidenheden welke onder deze dieren voorkomen, in Bijdragen tot de naturk. Wetensch., VI, 1831, p. 360.

2) WIEGMANN, Über das Gebiß des Walrosses. WIEGMANN's Arch. f. Naturgeschichte, IV. Jahrg., 1838, p. 118.

3) STANNIUS, Über Gebiß und Schädel des Walrosses, unter Berücksichtigung der Frage, ob die Verschiedenheiten im Baue des Schädels zur Unterscheidung mehrerer Arten der Gattung Trichechus berechnen. MÜLLER's Arch. f. Anat. und Physiol., Bd. IX, 1842, p. 390.

4) OWEN, Odontography, 1840—45, I, p. 510.

5) OWEN, On the anatomy of the Walrus. Proc. Zool. Soc., London 1853, p. 105.

OWEN betrachtet demnach den von RAPP und anderen Autoren als Eckzahn aufgefaßten ersten bleibenden Zahn des Unterkiefers als einen Schneidezahn, ohne dafür Gründe anzugeben. Auch in anderer Hinsicht, so der Zahl der Schneidezähne und Backzähne, bleiben OWEN's Angaben hinter denen früherer Autoren, welche er nicht anführt, zurück.

Eine neuere, wichtige Arbeit über diesen Gegenstand lieferte MALMGREN <sup>1)</sup>, der an einem reifen Walroßembryo die Anlage der Milch- wie Ersatzzähne studierte. Die Zähne der zweiten Dentition,

welche in folgender Formel auftreten,  $\frac{1-1}{0}, \frac{1-1}{1-1}, \frac{3-3}{3-3} = 18$ ,

sind bei dem ungeborenen Jungen schon bedeutend größer als die Milchzähne. Sämtliche Backzähne und die äußeren Schneidezähne des Oberkiefers haben eine einspitzige konische, mit Schmelz versehene Krone. Im Gegensatze zu OWEN und in Übereinstimmung mit RAPP und anderen faßt auch MALMGREN den ersten bleibenden Unterkieferzahn als Eckzahn und nicht als Backzahn auf. Die Milchbezahnung weist ein sehr viel reicheres Gebiß auf, so fanden sich im Ober- wie Unterkiefer 6 Schneidezähne, von denen die unteren sowie die inneren oberen bereits resorbiert waren und ihr ehemaliges Vorhandensein nur durch die Alveolen anzeigten. Bei dem RAPP zur Verfügung stehenden etwas jüngeren Embryo waren dagegen alle Schneidezähne bis auf einen vorhanden, ihr Verschwinden fällt also größtenteils in die Zeit kurz vor der Geburt. Die mittleren Schneidezähne des Unterkiefers zeigten an MALMGREN's Exemplare bereits Spuren der Zerstörung, während die entsprechenden Zahnanlagen des Oberkiefers viel länger, bis zum dritten Jahre, erhalten bleiben, ebenso wie die dritten Schneidezähne des Unterkiefers, während die des Oberkiefers kurz nach der Geburt verschwinden.

Zur Zeit der Geburt verschwindet auch der Eckzahn der ersten Dentition, und zwar im Oberkiefer zeitiger als im Unterkiefer. Gleichzeitig geht der erste Milchprämolare des Unterkiefers verloren, und auch die beiden darauf folgenden Zähne dieser Dentition waren bereits stark von der Resorption angegriffen. Der erste Milchprämolare des Oberkiefers war an MALMGREN's Exemplare bereits geschwunden, während dessen Ersatzzahn am stärksten von

---

1) MALMGREN, Om tandbyggnaden hos Hvalrossen (*Odobenus rosmarus* L.) og tandombyttet hos hans udfødde unge. Ofversigt K. Akad. Förhandl., 1863, p. 505.

allen entwickelt ist. Der zweite Milchprämolare dagegen ist fast vollkommen erhalten und scheint am längsten konserviert zu werden, während der dritte zum größten Teile resorbiert ist. Auf diese drei Zähne folgt nun ein Backzahn, den MALMGREN für zugehörig zur ersten Dentition hält, nicht nur auf Grund seiner Form, sondern auch weil er keinen Nachfolger hat. Bei ausgewachsenen Tieren soll man diesen Backzahn nicht mehr vorfinden. Nach MALMGREN ist also die Formel für die Milchbezahnung:

$$\frac{3-3}{3-3'} \frac{1-1}{1-1'} \frac{4-4}{4-4} = 32.$$

Nun war aber von WIEGMANN darauf aufmerksam gemacht worden, daß fünf Molaren im Oberkiefer des Walrosses angenommen werden müssen, und diese Angabe ging in eine größere Zahl von Lehrbüchern <sup>1)</sup> etc. über. MALMGREN bekämpft diese Ansicht auf das entschiedenste. WIEGMANN mache die Ausnahme zur Regel, indem er eine ganz zufällige Vermehrung der Backzähne durch Einschleiben eines accessorischen Zahnes zwischen dritten und vierten Backzahn als etwas Normales ansehe. „Die Ungereimtheit eines solchen Vorganges sieht glücklicherweise jeder Zoologe ein, und deswegen muß auch WIEGMANN's Formel für die Bezahnung fallen“ <sup>2)</sup>.

Auf Grund der anscheinend verschiedenartigen Milchbezahnung konstruiert MALMGREN eine tiefe Kluft zwischen den Phociden und dem Walrosse. Bei ersteren sind im Unterkiefer nur zwei Schneidezähne der ersten Dentition vorhanden, bei letzterem drei, das Walroß soll sich dadurch von den Phociden entfernen und den Mustelinen, und zwar besonders Lutra und Enhydris, nähern, wie schon vorher von STEENSTRUP und TUNDEVALL <sup>3)</sup> auf Grund des Skeletts behauptet worden ist.

MALMGREN <sup>4)</sup> fährt dann fort: „Eine noch größere Abweichung im Milchgebiß des Walrosses, deren volle Bedeutung ich bis jetzt noch nicht beurteilen kann, ist die, daß die Milchbackzähne zahlreicher sind als die permanenten, während sie dagegen bei Phoca, Halichoerus und Otaria an Zahl geringer sind. Bei Phoca und Halichoerus

1) Siehe GIEBEL, Odontographie, 1855, p. 82. v. D. HOEVEN, Lehrbuch der Zoologie, Säugetiere, p. 738. BLASIUS, Die Säugetiere Deutschlands, 1857, p. 261, 762.

2) Citate aus schwedischen oder dänischen Arbeiten werde ich stets in möglichst wortgetreuer Übersetzung bringen.

3) Öfvers. K. Vet. Akad. Förh., 1859, p. 441.

4) l. c. p. 521.



finden sich im Milchgebiß  $\frac{3-3}{3-3}$  Backzähne, im permanenten  $\frac{5-5}{5-5}$ , während beim Walroß  $\frac{4-4}{4-4}$  Milchbackzähne vorhanden sind, permanente dagegen nur  $\frac{3-3}{3-3}$ . Dieses Verhalten entfernt das Walroß noch mehr von der Gruppe der *Phocaceen*.“ Es sei mir schon hier gestattet, darauf hinzuweisen, daß diese Differenz nicht existiert. Auch bei den *Phociden* finden sich, wie beim Walrosse, 4 Milchprämolaren vor.

Gegen MALMGREN's Behauptung, daß den Walrossen nur 4 Backzähne im Oberkiefer zukommen, wendet sich eine Arbeit von PETERS<sup>1)</sup>, der an dem Gebiß eines jungen Tieres konstatieren konnte, daß ein fünfter Backzahn im Oberkiefer auftritt, der eine ganz regelmäßige Stellung einnimmt und nicht etwa, wie MALMGREN meint, zwischen dritten und vierten Backzahn eingeschoben ist. PETERS hält also die WIEGMANN'sche Formel für richtig.

Für das Gebiß seines  $1\frac{1}{2}$ -jährigen Tieres giebt PETERS folgendes an:  $\frac{3\ 1\ 1-1\ 1\ 3}{1\ 1\ 0\ 1\ 3}$ , zu welcher Bezeichnung noch im Unterkiefer die beiden äußeren Milchschnidezähne, im Oberkiefer 4. und 5. Backzahn kommen. „Die Kenntnis des Milchgebisses dieser Säugetiergattung ist deshalb so wichtig, weil sich allein daraus die im Gebiß des ausgewachsenen Tieres vorkommenden überzähligen Zähne erklären lassen, die als regelwidrig sehr spät sich entwickelnde Milchzähne zu deuten sind.“

Von späteren Untersuchungen ist die FLOWER's<sup>2)</sup> zu erwähnen, welcher von einem etwa 8 Monate alten Walroß angiebt, daß kein einziger Milchzahn vorhanden war, wenn man darunter Zähne versteht, die als Vorgänger zu betrachten sind. Dagegen fanden sich rudimentäre Zähne vorn und hinten vor, welche vordem als Milchzähne aufgefaßt worden sind, nach FLOWER aber zum zweiten Satze gehören.

Eine gleiche Ansicht betreffs des 4. und 5. Backzahns hatte

---

1) W. PETERS, Über das Milchgebiß des Walrosses, *Odobenus rosmarus* L. Monatsberichte der K. Akad. der Wissensch. Berlin, 1864, p. 685.

2) FLOWER, Remarks on the homologies and notation of the teeth of the mammalia. *Journal of Anat. and Physiol.*, III, 1869, p. 262.

vordem schon REINHARDT <sup>1)</sup> geäußert. Er faßt sie als der zweiten Dentition zugehörige Backzähne auf, deren Entwicklung schnell abschließt, so daß sie nicht zu eigentlicher Funktion kommen. Dieser Auffassung schließt sich auch TAUBER <sup>2)</sup> vollkommen an.

Weitere Arbeiten über das Walroß enthalten nichts Neues für unseren speziellen Zweck und können daher übergangen werden.

Ueberblickt man die von mir gegebene Litteraturübersicht, so wird man mit mir zu der Auffassung gelangen, daß erstens einmal die Homologien der Walroßzähne durchaus noch nicht mit wünschenswerter Klarheit durchgeführt sind, und daß zweitens das Verhältnis der ersten Dentition zur zweiten besonders für die hinteren Backzähne erst noch festzustellen ist. Erscheint schon von diesen Gesichtspunkten aus eine Neubearbeitung lohnend, so wird sie es noch mehr bei Berücksichtigung allgemeinerer Fragen, und besonders vom Standpunkte der Entwicklungsgeschichte aus. Keine der bis dahin angestellten Untersuchungen hat sich mit der Frage der Zahnanlage beschäftigt, indem sie alle an älteren Stadien ausgeführt sind.

Bevor ich an die Darlegung der entwicklungsgeschichtlichen Resultate gehe, welche ich erhalten habe, möchte ich kurz noch ein paar Gebißvarietäten beschreiben, welche ich an Schädeln in Spitzbergen erbeuteter Tiere gefunden habe. Bei jüngeren Tieren ist die Form der Zähne viel besser erhalten als bei älteren, wo durch das Abschleifen die Krone meist fast völlig verschwunden ist. An dem Unterkiefer eines solchen jüngeren Exemplares sehe ich nun das erste konische Zahnpaar von etwa der doppelten Höhe wie die darauf folgenden, von ihnen durch einen größeren Zwischenraum getrennt und mit dem dritten oberen Schneidezahnpaar korrespondierend. Mit RAPP betrachte ich daher auch diesen Zahn als den Eckzahn des Unterkiefers. Das Vorkommen von 5 Backzähnen habe ich nur einmal beobachten können, und zwar war hier der kleine 4. Backzahn mit dem noch kleineren 5. durch eine dünne Brücke verschmolzen. Dieser Befund zeigt deutlich an, auf welche Weise der 5. Backzahn allmählich verschwindet. Auf der anderen Oberkieferseite waren zwar 4. und 5. Backzahn

---

1) J. REINHARDT, Om Klapmydsens ufødte Unge og dens Melketandsaet. Videnskab. Meddelelser fra den Naturk. Forening Kjøbenhavn 1864—65, p. 261.

2) P. TAUBER, Om tanddannelse og tandskifte hos Hvirveldyrene. Naturhist. Tidsskrift, Kjøbenhavn 1875, p. 506.

bereits ausgefallen, ihre Alveolen aber zeigten an, daß hier ganz dieselbe Verschmelzung stattgefunden hatte.

Zu meinen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen übergehend, möchte ich zunächst bemerken, daß mein Material in einem auf meiner letzten arktischen Reise erworbenen Walroßembryo besteht, der eine direkte Länge von 12 cm hat. Da bei der großen Seltenheit solcher Embryonen die Erwerbung weiteren Materiales höchst fraglich ist, und meine Resultate, verglichen mit den in der Litteratur bereits vorliegenden Angaben, die Lösung mancher Fragen herbeiführen, so habe ich geglaubt diese Veröffentlichung nicht länger hinausschieben zu sollen.

Auf Grund früherer Erfahrungen habe ich es für das Zweckmäßigste gehalten, den gesamten Kopf des Tieres in eine Serie von Frontalschnitten zu zerlegen, und ich beginne mit einer Schilderung der Zahnanlagen des Oberkiefers.

Da bereits bei diesem verhältnismäßig jungen Embryo die Oberlippe stark ausgebildet ist, so liegt der Beginn der Zahnleiste ziemlich weit hinten in der Mundhöhle. Wir sehen zuerst eine breite Einsenkung des äußeren Mundhöhlenepithels, welche sich in zwei divergierende Zipfel auszieht. Diese beiden Epithellamellen stellen die ersten Anlagen der Lippenfurchen dar. An der Basis jeder als solide Epitheleinsenkung erscheinenden Lippenfurche zweigt sich nach innen eine zweite, viel dünnere Epithellamelle ungefähr senkrecht zu ihr ab: die Zahnleiste (Fig. 1). Gleich am Anfange der Zahnleiste liegt die erste Zahnanlage, freilich in einem sehr wenig entwickelten Zustande; sie zeigt sich als eine starke Verbreiterung des Zahnleistenendes, welches etwas eingebogen ist und mit seiner welligen Einbuchtung eine flache Zahnpapille umfaßt, in der eine gewisse Zellvermehrung wahrzunehmen ist.

Auf nicht viel höherer Stufe steht die darauf folgende zweite Zahnanlage, auch sie besteht im wesentlichen aus einer stark kolbigen Anschwellung, die an ihrem freien Ende eine leichte Einbuchtung besitzt, in welcher das darunter liegende dichtere Bindegewebe der Zahnpapille liegt. Deutlich läßt sich aber hier bemerken, daß die Zahnanlage nicht am Ende der Zahnleiste entsproßt, sondern seitlich nach außen von ihr, und daß das freie Zahnleistenende sich kolbig abrundet. Wir erkennen daraus, daß die oben beschriebene Zahnanlage zur ersten Dentition gehört.

Während die beiden bis jetzt beschriebenen Zahnanlagen durchaus klein und unansehnlich sind, ist die nun folgende dritte von mehrfacher Größe. Die wohlausgebildete, kegelförmige, ziemlich

breite Zahnpapille wird umfaßt von einem Schmelzorgan, welches in seinem Innern, besonders in den seitlichen Teilen, bereits Schmelzpulpa entwickelt hat, und endigt abgerundet. Auch diese Zahnanlage ist also der ersten Dentition zugehörig.

Die drei Zahnanlagen liegen sämtlich im Zwischenkiefer und sind daher als Anlagen von Schneidezähnen aufzufassen.

Das Walroß hat also im Fötalzustande drei der ersten Dentition angehörige Schneidezahnanlagen aufzuweisen, von denen zuerst die erste und dann die zweite verschwindet, ohne einen Nachfolger zu bekommen, während die dritte Zahnanlage einen solchen erhält, der beim erwachsenen Tier den ersten, noch im Zwischenkiefer liegenden, sonst den Backzähnen gleichenden Zahn liefert.

Wir kommen nunmehr zur Anlage des Eckzahnes, der sich später zum Hauer ausbildet. Wie ein Blick auf Fig. 2 zeigt, sind in diesem Stadium zwei wohlausgebildete Zahnanlagen vorhanden, die im Verhältnis von erster und zweiter Dentition zu einander stehen. Die Zahnanlage der ersten Dentition ist von ganz bedeutender Größe. Die Papille hat eine cylindrische Form mit abgestumpftem Scheitel, auf welchen allein sich Dentin abgelagert hat. Genauere Untersuchung des Dentinscherbchens zeigt, daß es an seiner der Papille aufgelagerten Seite eine sehr unregelmäßig gezackte Grenzlinie aufzuweisen hat. In den Ausbuchtungen liegen Gruppen von Odontoblasten, deren in die Dentinkanäle gehende Ausläufer sich deutlich verfolgen lassen. Außerdem sieht man hier und da Hohlräume im Dentin auftreten, die sich in die Zahnpapille öffnen, und in diesen Höhlungen größere Zellen von anderer Gestalt als die Odontoblasten. Besonders auffällig erscheint ihr Kern, der das als Färbemittel benutzte Karmin viel intensiver aufgenommen hat als die Odontoblastenkerne, und ein paarmal ließ sich das Vorkommen von zwei und drei Kernen in einer Zelle beobachten. Diese Zellen sind als Ostoklasten, die Aushöhlungen als Howship'sche Grübchen anzusehen, und wir haben also schon in unserem jungen Stadium den Beginn eines Zerstörungsprozesses des Zahnes vor uns. Beweisend für diese Annahme scheint mir die Thatsache zu sein, daß OWEN bei seinem ganz jungen Tiere bemerkt: „the milk-canine was buried in the gum outside the protruded point of the permanent canine; so that this tooth is extricated and cuts the gum before the tooth of which it is the successor makes its appearance, that tooth being probably removed by absorption“. Der der ersten Dentition zugehörige Eckzahn

kommt demnach überhaupt nicht zum Durchbruch. Was den sonstigen Aufbau der Zahnanlage anbetrifft, so ist die hohe Entwicklung des Schmelzorganes zu bemerken, welches besonders an den Seitenwänden der cylindrischen Papille stark ausgebildet ist und eine wohlentwickelte Schmelzpulpa aufzuweisen hat, während sie dem Scheitel des Schmelzorganes fehlt.

Seitlich nach innen von der Zahnanlage verläuft die Zahnleiste, welche mit ihr durch eine breite Brücke im Zusammenhange steht. Nur vereinzelt treten an der Zahnleiste kleine Seitensprossen auf; an ihrem Ende ist eine zweite Zahnanlage entstanden, die zwar beträchtlich kleiner ist, als die der ersten Dentition zugehörige, aber doch schon ungefähr dieselbe Größe erlangt hat, wie die vor ihr liegende Schneidezahnanlage. Das Schmelzorgan steht auf dem kappenförmigen Stadium, unter reichlicher Entwicklung von Schmelzpulpa im Inneren. Auf dem breiten Gipfel der Zahnpapille beginnen sich die Odontoblasten anzuordnen, doch ist von Dentinabscheidung noch nichts zu sehen.

Daß diese Zahnanlage den Nachfolger des Eckzahnes der ersten Dentition bildet, erscheint, wenn man das Verhältnis beider zur Zahnleiste berücksichtigt, außer Frage. Während der der ersten Dentition zugehörige Zahn frühzeitig resorbiert wird, wird sein Nachfolger zu dem späteren Hauer. Seine Pulpa bleibt zeitlebens offen, und sein Wachstum dauert ebenfalls das ganze Leben des Tieres hindurch fort.

Wir haben also hier ein Beispiel vor uns, daß ein immerwachsender Zahn einen der ersten Dentition angehörigen Vorgänger besitzt und also der zweiten Dentition zugehört. Die Vorstellung der Umwandlung eines Zahnes in einen immerwachsenden Zahn begegnet keinen Schwierigkeiten, wenn man bedenkt, daß dazu nur nötig ist, daß der unterste Teil des Schmelzorganes, die Epithelscheide, persistiert, um während des Lebens des Individuums die Entstehung neuer Zahnsubstanz anzuregen. Des weiteren folgt daraus, daß der immerwachsende Zahn nicht, wie manche Forscher (z. B. BAUME) wollen, einen ursprünglichen Zustand darstellt, wir müssen diese Eigenschaft vielmehr als eine sekundäre Erwerbung auffassen.

Auf die Eckzahnanlagen folgt ein Zahngebilde, welches einen durchaus zurückgebliebenen Eindruck macht, es liegt dicht unter der Mundschleimhaut als ein kleines, kompaktes Schmelzorgan nebst davon umfaßter Papille und zeigt keinerlei weitere Differenzierungen. Es liegt nicht mehr über dem Zwischenkiefer,

sondern oberhalb des Oberkiefers, und wir müssen es daher als die Anlage des ersten Prämolaren auffassen, der sehr spät zur Entwicklung kommt.

Wohl ausgebildet und von mehrfacher Größe ist dagegen die Anlage des Prämolaren 2. Die Zahnleiste ist noch wenig von dem nach außen von ihr liegenden Schmelzorgan abgesondert, zeigt aber doch bereits ein kurzes, abgerundetes, freies Ende.

Deutlicher ist dieses der Fall bei Prämolar 3, dessen Anlage eine Zahnpapille zeigt, die nicht einfach konisch ist, sondern in zwei seitlichen Zipfeln ausläuft. Die Entwicklung der Schmelzpulpa ist sehr beträchtlich, das freie abgerundete Zahnleistenende bedeutend größer.

Verfolgen wir die Zahnleiste vom dritten Prämolaren an weiter nach hinten, so sehen wir, daß sie viel kompakter wird und zum größten Teil parallel der darüber liegenden Oberfläche der Mundschleimhaut verläuft, ihr nach innen liegendes Ende ist hakenförmig nach unten gebogen. Nur von der unteren Seite der Zahnleiste gehen einzelne Sprossen ab, die aber sämtlich sehr kurz sind. Die Anlage des vierten Backzahnes ist genau dieselbe wie die der vorhergehenden. Seitlich nach außen von der Zahnleiste, deren freies Ende beträchtliche Ausdehnung besitzt, sproßt das Schmelzorgan der Zahnanlage ab. Die Entwicklung von Schmelzpulpa ist ziemlich weit vorangeschritten, es hat auch bereits die Anlage einer Zahnpapille stattgefunden. In nichts unterscheidet sich also die Anlage des vierten Backzahnes von der der vorhergehenden Prämolaren.

Die Gestalt und Lage der Zahnleiste verändert sich in den darauf folgenden Schnitten nicht, nur kann man eine geringe Abnahme in der Längsausdehnung bemerken (Fig. 4). Es folgt nunmehr die Anlage des fünften und letzten Backzahnes, zwar klein, aber deutlich (Fig. 5), und in voller Breite setzt sich das Schmelzorgan mit der Zahnleiste in Verbindung, die dadurch zur Innenwand des Schmelzorganes wird. Im Inneren des letzteren hat sich Schmelzpulpa ausgebildet. Die Zahnpapille ist ebenfalls distinkt angelegt. Das untere freie Ende der Zahnleiste setzt sich seitlich nach innen an das Schmelzorgan an und hängt dadurch mit diesem zusammen. Auch bei dieser Zahnanlage läßt sich also erkennen, daß sie seitlich nach außen von der Zahnleiste entsproßt, und daß letztere ihre Innenwand bildet. Nur noch eine kurze Strecke setzt sich die Zahnleiste weiter nach hinten zu fort, um dann völlig zu verschwinden.

Wir haben also im Oberkiefer des vorliegenden Embryos die Anlagen von fünf Backzähnen gefunden. Es bleibt uns nun zunächst übrig, zu sehen, was aus diesen Anlagen wird, und es sind in dieser Hinsicht die Angaben, welche wir in der Litteratur über die Bezahnung ganz junger Exemplare finden, von hohem Werte.

Zunächst erhellt, daß die Annahme MALMGREN's, es schiebe sich nur ganz gelegentlich ein accessorischer fünfter Backzahn zwischen den dritten und vierten ein, nicht richtig ist, wir sehen die Anlagen der fünf hintereinander liegenden Backzähne in ganz gleichmäßigen Abständen und vom zweiten Backzahn an gleichmäßig an Größe und Ausbildung ihrer Anlagen abnehmend. Ferner liegt aber gar kein Grund vor, die beiden letzten Backzähne als regelwidrig sehr spät sich entwickelnde Milchzähne zu deuten, wie PETERS will. Sie unterscheiden sich vielmehr durchaus nicht von der Anlage der hinteren Backzähne anderer Säugetiere, und von einer Regelwidrigkeit ist nichts zu bemerken. Auf das Verhältnis dieser beiden Zahnanlagen zu erster und zweiter Dentition will ich später eingehen und nur betonen, daß sie weder Vorgänger noch Nachfolger haben, also nur einmal auftreten. Die Zahnformel für den Oberkiefer des Embryos würde also lauten: I. 3—3, C. 1—1, P. und M. 5—5.

Jetzt vermögen wir auch jenen bereits erwähnten Befund an meinem Walroßschädel zu erklären, wo wir als die letzten Zähne der Oberkieferreihe zwei miteinander zusammenhängende, verkalkte Zähne fanden. Nach der Untersuchung des Embryos steht fest, daß 4. und 5. Backzahn zur Anlage kommen. Während aber der erstere noch etwas weiter sich entwickelt, verkalkt der zweite zwar auch, bleibt aber klein. Ferner scheint der Oberkiefer an der Stelle zwischen beiden Zahnanlagen durchaus nicht weiter zu wachsen, so daß also beide ursprünglich getrennt angelegten Zahnanlagen bald miteinander verschmelzen. Weshalb das Oberkieferwachstum des Walrosses geringer ist als z. B. das anderer Pinnipedier, dafür läßt sich eine biologische Erklärung geben, wenn wir die Nahrung berücksichtigen. Während die meisten Pinnipedier Fischfresser sind, und ihr Gebiß mehr und mehr die Funktion des Kauens aufgiebt und nur die des Festhaltens, eventuell Zerbeißen der Beute behält, ist beim Walroß, welches sich fast ausschließlich von gewissen Muscheln nährt, für die Backzähne nur die Funktion des Zermalmens der Nahrung erforderlich. Zu letzterer Arbeitsleistung wäre aber ein in einer längeren Schnauze sitzendes Gebiß durchaus ungeeignet, die größte Kraftentfaltung

kann vielmehr nur bei kurzen Hebelarmen geschehen, während bei den anderen Pinnipediern wiederum eine längere Schnauze zur Erbeutung der glatten Nahrung nützlicher sein wird. Das scheint mir der Hauptgrund zu sein, weshalb die Kiefer des Walrosses so kurz bleiben und besonders in ihrem hinteren Teile, wo die Backzähne liegen, so wenig wachsen, während bei den fischfressenden Pinnipediern das Umgekehrte geschieht.

So sehen wir hier beim Walrosse den Fall eintreten, daß infolge des geringen Wachstums des hinteren Teiles des Oberkiefers zwei Zahnanlagen, welche ursprünglich, wie sich entwickelungsgeschichtlich und vergleichend-anatomisch nachweisen läßt, vollkommen getrennt waren, miteinander verschmelzen.

**Zahnanlagen des Unterkiefers.** Die Zahnserie beginnt auf den Querschnitten durch den Embryo mit der wohlentwickelten Anlage des vordersten Schneidezahnes. Die Zahnleiste liegt sehr nahe an der parallel laufenden der anderen Seite und verläuft als eine ansehnliche Epithellamelle in die Tiefe, um mit einfacher abgerundeter Kante zu endigen. Ihre Breite ist nicht unbeträchtlich; die äußeren Wandungen werden von einem Epithel von cylindrischen Zellen gebildet, während sich im Inneren regelloser gelagerte Epithelzellen befinden.

Seitlich nach außen von der Zahnleiste entspringt die erste Schneidezahnanlage (Fig. 6). Die Verbindung mit ihrem Schmelzorgan ist eine ziemlich breite. Das die Wandung der Zahnleiste bildende Epithel setzt sich in das Schmelzepithel der Zahnanlage fort, und die innere Epithelmasse der Zahnleiste geht über in das Stratum intermedium des Schmelzorganes, welches in seinem mittleren Teile etwas gelockerten Bau erhält und so die Anlage der Schmelzpulpa vorbereitet. In seinem unteren Teile ist das Schmelzorgan bereits nicht unbeträchtlich eingebuchtet und umfaßt die Zahnpapille, an der außer lebhafter Zellwucherung und beginnender Vaskularisierung noch keine weiteren Differenzierungen wahrzunehmen sind. Der Unterschied zwischen äußerem und innerem Schmelzepithel ist sehr geringfügig, die Zellen des letzteren sind nur ein wenig höher.

Die Sprossen, welche von der Zahnleiste ausgehen, liegen ausnahmslos nach der Lippenseite zu und sind sehr unansehnlich, mit Ausnahme eines einzigen, welcher sich dicht vor der Zahnanlage



hinzieht. Die Bildung eines Zahnsäckchens ist in ihrer ersten Entstehung zu bemerken, indem das Bindegewebe, auf welchem die Zahnpapille auflagert, sich concentrisch um die gesamte Zahnanlage herumzieht.

Weder Dentin noch Schmelz ist in diesem Stadium zur Ablagerung gekommen.

In derselben Weise entwickeln sich nun an der als breite Lamelle nach hinten verlaufenden Zahnleiste zwei weitere Schneidezähne. Bei allen drei Anlagen ist das freie Ende der Zahnleiste deutlich vorhanden, und wenn auch noch keine Spur einer eigentlichen Ersatzzahnanlage vorhanden ist, so dokumentieren sich doch damit die Zahnanlagen als zur ersten Dentition gehörig.

Die nun folgende Zahnanlage ist bedeutend größer (Fig. 7), und es findet sich innen von ihr nicht nur ein freies unteres Zahnleistenende vor, sondern es hat sich auch vor ihr ein kurzer, kräftiger Epithelstrang von der Zahnleiste abgezweigt, dessen Existenz auch bei anderen Zahnanlagen angezeigt wurde, und welcher, wie wir später sehen werden, als der letzte Rest einer der ersten Dentition vorausgegangenen Zahnserie aufzufassen ist.

Als was ist nun die eben beschriebene große Zahnanlage zu deuten? Da ihr die Anlagen der drei Schneidezähne vorausgehen, so kann es nur der erste bleibende Zahn des Unterkiefers sein. Es liegt nun kein Grund vor, diesen Zahn nicht als den Eckzahn, sondern den ersten Prämolaren aufzufassen, wie dies von OWEN geschehen ist. Wäre der Eckzahn im Unterkiefer geschwunden, so müßten sich doch noch embryonale Spuren seiner Anlage nachweisen lassen, davon ist aber nichts zu sehen. Andererseits sprechen die von RAPP und MALMGREN angeführten Gründe, denen ich mich auf Grund eigener Anschauung nur anschließen kann, dafür, daß wir in diesem Zahne den wirklichen Eckzahn des Unterkiefers vor uns haben, der sich ursprünglich viel stärker entwickelt als die anderen Zähne, später aber demselben Abschleifungsprozesse unterworfen ist und bei älteren Tieren keinen Unterschied gegenüber den Backzähnen mehr aufweist.

Von der Anlage des nun folgenden ersten Prämolaren ist noch nicht viel zu sehen. Die kurze Zahnleiste schwillt an ihrem Ende kolbenförmig an und besitzt an ihrem unteren Rande eine leichte Einbuchtung, in welcher das darunterliegende Bindegewebe etwas zu wuchern anfängt und so die erste Anlage einer Zahnpapille darstellt.

Viel größer ist dagegen die Anlage des darauf folgenden zweiten Prämolaren. Außer dem freien nach innen verlaufenden Zahnleistenende findet sich auch hier ein zweiter, nach außen von ihr sich abzweigender kurzer Epithelsproß. An der cylindrischen, oben etwas abgestumpften Zahnpapille lassen sich keinerlei Andeutungen der Anlagen einzelner Höcker erkennen.

Auf der nun folgenden Strecke ist der Zusammenhang der Zahnleiste mit dem äußeren Mundhöhlenepithel zum Teil noch gewahrt. Der nun auftretende dritte Backzahn ist in mancher Hinsicht weiter entwickelt, als der vorhergehende, indem es vor allem zur Ablagerung von Dentin gekommen ist. Die Zahnpapille zeigt eine sehr merkwürdige Form. Anstatt einer konischen Spitze besitzt sie an ihrem oberen Ende eine Einsenkung, und demgemäß ist auch das Dentinscherbchen schüsselartig eingebuchtet, wodurch die Papille auf Querschnitten als in zwei seitliche Zipfel ausgezogen erscheint. Auf die Außenseite der Papille erstreckt sich die Dentinbildung nicht, sie wird an den Rändern der Einbuchtung sehr dünn und hört hier endlich gänzlich auf, während sie in der Mitte am dicksten ist (Fig. 8). Das Schmelzorgan ist auf diesem Stadium ebenfalls eigentümlich ausgezogen, indem es in der Mitte eine tiefe Einkerbung zeigt, während über jedem der beiden Zipfel der Zahnpapille die Schmelzpulpa stark entwickelt ist.

Diese eigentümliche Form des Zahnes ist nicht ohne Interesse. Man könnte zunächst daran denken, daß die betreffende embryonale Zahnanlage einen Backzahn darstelle, dessen Höcker nicht mehr deutlich voneinander geschieden seien. Dagegen spricht aber die Art, wie das Dentin zur Ablagerung gekommen ist. Es ist eine Thatsache, daß bei mehrhöckerigen Backenzähnen die Dentinbildung in der Weise erfolgt, daß die Dentinscherbchen sich zuerst auf der Spitze eines jeden Höckers ablagern und dann miteinander verschmelzen. Davon ist aber in unserem Falle nichts zu sehen, die Dentinabscheidung erfolgt vielmehr von einer Stelle aus, und zwar von der tiefsten Stelle der Mitte her, wo sie am stärksten ist (Fig. 8). Wir müssen vielmehr annehmen, daß unsere Zahnanlage eine Form wiederholt, wie sie der fertige Zahn (erster Dentition), infolge sekundärer Einwirkungen, erhalten hat. Es liegt also hier der Fall vor, daß eine durch Verkümmern entstandene Zahnform schon embryonal in derselben Weise zur Anlage kommt, während die ursprüngliche Form der Zähne eine ganz andere, konische war. An einen bereits in der Zahnanlage sich geltend machenden Reduktionsprozeß ist dabei nicht zu denken,

es bietet sich durchaus kein Anzeichen irgend welcher Rückbildung.

Von dieser Zahnanlage ist noch zu bemerken, daß das freie untere Ende der Zahnleiste, welches nach innen von ihr verläuft, eine leichte Anschwellung aufweist, und von konzentrisch gelagertem Bindegewebe umgeben ist. Ferner findet sich auch der nach außen von der Zahnanlage sich abzweigende Epithelsproß hier vor.

Die vierte und letzte Backzahnanlage hat einen etwas geringeren Entwicklungsgrad erreicht, indem es noch nicht zur Abscheidung von Dentin gekommen ist und der Papillengipfel sich zwar abgeflacht, aber noch nicht eingebuchtet hat. Die Schmelzpulpa ist an der Seitenwand der Papille in vollster Ausbildung. Auch bei diesem Zahne findet sich ein vollkommen freies unteres Zahnleistenende vor, ganz ähnlich, wie wir es auf Fig. 8 finden. Es ist also in diesem Punkte nicht der geringste Unterschied zwischen diesem Zahne und dem davor liegenden Prämolare 3 zu bemerken. Während aber letzterem ein Ersatzzahn zukommt, fehlt er diesem und bildet sich nach den Angaben der Litteratur auch später nicht aus, so daß wir ihn daher als einen echten Molaren aufzufassen haben.

Nach dieser vierten Backzahnanlage setzt sich die Zahnleiste noch ein Stück weiter nach hinten fort, als eine kompakte Epithellamelle, welche der Oberfläche des Mundhöhlenepithels parallel läuft und endlich verschwindet.

Die Zahnformel für den embryonalen Unterkiefer würde demnach lauten: J. 2—2, C. 1—1, P. 3—3, M. 1—1.

Von Unterschieden in der Anlage der Zähne gegenüber denen des Oberkiefers ist besonders zu bemerken, daß die Unterkieerschneidezähne einen viel höheren Grad der Entwicklung erreicht haben als die des Oberkiefers. Sehr auffällig ist ferner das außerordentliche Zurückbleiben der Anlage des ersten Prämolaren gegenüber denen der anderen Zähne. Wie wir aus den Litteraturangaben ersehen, kommt dieser Prämolare doch zur vollkommenen Entfaltung, doch giebt MALMGREN an, daß er im Ober- wie im Unterkiefer sehr frühzeitig verschwindet, um seinem wohl ausgebildeten Ersatzzahne Platz zu machen. Es scheint also in diesem Falle die späte Entwicklung des Milchprämolaren mit seinem frühzeitigen Ausfallen Hand in Hand zu gehen.

Für die echten Molaren beider Kiefer stellen wir fest, daß sie sich genau so wie die Prämolaren als Abkömmlinge der ersten Dentition entwickeln, und daß die Möglichkeit der Ausbildung der

zweiten Dentition zwar dadurch gegeben ist, daß sich ein inneres freies Zahnleistenende wenigstens in der ersten Anlage findet, daß aber die Ausbildung von Ersatzzähnen selbst unterbleibt. Bei der Anlage des letzten Molaren des Oberkiefers ist die Differenzierung eines freien Zahnleistenendes vom Schmelzorgan der ersten Dentition nicht weit gediehen, der größte Teil der Zahnleiste ist mit in die Bildung des Schmelzorganes einbezogen und liefert dessen innere Wand. Wenn also in späteren Stadien nicht noch eine vollkommener Abschnürung der Zahnleiste vom Schmelzorgan erfolgt, ist man berechtigt, zu sagen, daß in diesem Falle das Schmelzorgan der ersten Dentition mit dem unteren Teil der Zahnleiste, welche in potentia die zweite Dentition enthält, auf einer frühzeitigen Stufe der Entwicklung miteinander verschmolzen sind.

Der Unterschied zwischen Prämolaren und Molaren ist also hier kein schroffer. Der dritte, der ersten Dentition angehörige Prämolare wird noch durch einen Zahn zweiter Dentition ersetzt, der erste Molar gehört ebenfalls der ersten Dentition an, sein nach innen von ihm verlaufendes freies Zahnleistenende bringt es aber nicht mehr zur Ausbildung eines neuen Zahnes, und beim zweiten Molaren gelangt dieses freie Zahnleistenende kaum noch zur Ausbildung, sondern ist in die innere Wand der Zahnanlage mit einbezogen, so daß dieser Molar im wesentlichen auch zur ersten Dentition gehört, in der inneren Wand seines Schmelzorganes aber das Material verbraucht hat, welches bei den vorausgehenden Zähnen die Anlage der zweiten Dentition lieferte.

Wie wir später bei Betrachtung des Gebisses der Phociden sehen werden, läßt sich das Gebiß des Walrosses vortrefflich damit homologisieren. Auch bei den Phociden ist die Anlage des ersten Prämolaren sehr klein, dagegen findet sich an Stelle des ersten Molaren des Walrosses bei ihnen ein 4. Prämolare. Ich stehe nun nicht an, die beiden Zähne ohne weiteres zu homologisieren. Wir sehen ja, wie der erste Molar des Walrosses sich entwicklungsgeschichtlich genau so anlegt wie jeder Prämolare, und der einzige Unterschied ist der, daß es im Walroßgebiß nicht zu der Entwicklung eines Ersatzzahnes kommt (möglicherweise läßt sich das doch noch gelegentlich nachweisen), während der 4. Prämolare der Phociden gewechselt wird. In dem einen Falle wird also die zweite Dentition unterdrückt, im zweiten kommt sie zur Entwicklung. Es kann also, wie wir hier gesehen haben, der vierte Prämolare zum ersten Molaren werden, indem seine Ersatzzahnanlage sich nicht ausbildet.

Für die Auffassung des Walroßgebisses ergibt sich folgendes: Wie bei den übrigen Pinnipediern, so tritt auch beim Walrosse der Zahnwechsel sehr frühzeitig ein, teils vor, teils kurz nach der Geburt. Was das Walroßgebiß von dem der Phociden unterscheidet, ist einmal das Vorhandensein von drei Schneidezähnen im Unterkiefer, während die letzteren nur zwei besitzen, und ferner der Schwund des fünften und letzten Backzahnes im Unterkiefer.

Die erste Dentition des Walrosses ist, wenn wir die ersten Molaren vorläufig beiseite lassen, in folgender Formel auszu-

drücken: J.  $\frac{3}{3}$ , C.  $\frac{1}{1}$ , Pr.  $\frac{3}{3}$ .

Da die Schneidezähne keinerlei Funktion mehr auszuüben haben, so gehen sie größtenteils verloren, ohne daß sich ihre Ersatzzähne ausbilden, nur der dritte Schneidezahn oben (RAPP, MALMGREN), wie unten (OWEN), nach RAPP auch der zweite obere treten auch in der zweiten Dentition in Erscheinung. Die Eckzähne werden sowohl im Ober- wie im Unterkiefer gewechselt, in ersterem etwas früher als in letzterem. Gleichzeitig verschwinden auch die ersten Prämolaren, um stark ausgebildeten Ersatzzähnen Platz zu machen, zweiter und dritter Prämolare folgen etwas später.

Die eigentlichen Backzähne, zwei im Oberkiefer, einer im Unterkiefer, gelangen nicht mehr zu vollkommener Entwicklung, sie bleiben klein und fallen frühzeitig aus. Ihre Anlage erfolgt sehr frühzeitig und ist im wesentlichen dieselbe wie die der Prämolaren erster Dentition. Nur dadurch lassen sie sich als echte Molaren bezeichnen, daß sie keine Nachfolger haben.

Die regressive Metamorphose, welcher das Gebiß des Walrosses unterworfen ist, macht sich also sowohl von vorn wie von hinten her geltend, sowohl Schneidezähne wie Molaren werden rudimentär, und nur Eckzähne wie Prämolaren bleiben bestehen, indem sie sich einem Funktionswechsel unterzogen haben.

Die Eckzähne des Oberkiefers haben sich zu mächtigen, immerwachsenden Hauern umgebildet, die des Unterkiefers nehmen im Laufe des Lebens des Individuums dieselbe Funktion an, welche die Prämolaren auszuüben haben, indem sie breite Kronen erhalten, um die als Nahrung dienenden Muscheln durch Druck zu zerbrechen. Der mechanische Grund für die Entstehung der stumpfen, breiten Zahnkronen liegt in dem gegenseitigen Abschleifen der Zähne. Während sich bei den übrigen Pinnipediern das zur Erbeutung von Fischen dienende Gebiß so verhält, daß sich die

Zähne der beiden Kiefer alternierend ineinander einfügen, stoßen die Zähne des Walrosses aufeinander und schleifen sich dadurch ab. Diese Abänderung läßt sich aus einem anderen mechanischen Grunde erklären, nämlich der Abnahme des Kieferwachstums. Bei vielen Pinnipediern ist, wie ich bereits früher ausgeführt habe ein Prozeß des Kieferwachstums im Entstehen, welcher zur Bildung einer längeren Schnauze führt. Es ist das derselbe Prozeß, welcher bei anderen, im Wasser lebenden fischfressenden Säugetieren, den Zahnwalen, bereits die Bildung einer langen Schnauze bewirkt hat. Der Nutzen einer derartigen verlängerten Schnauze beim Erbeuten der glatten Fischnahrung leuchtet ohne weiteres ein, besonders wenn man bedenkt, daß bei derartiger Nahrungsaufnahme die Funktion des Zermalmens und Kauens vollkommen wegfällt. Beim Walrosse hat nun gerade der entgegengesetzte Prozeß stattgefunden, es ist eine Verkürzung der Kiefer eingetreten, welche die Entwicklung der hinteren Molaren beträchtlich störte. Daß das Wachstum des Kiefers besonders in seinem hinteren Teile stark zurückbleibt, dafür haben wir einen ganz sicheren Beweis. Betrachten wir an unserem Embryo die Backzahnanlagen 4 und 5 des Oberkiefers, so sehen wir sie durch einen Zwischenraum voneinander getrennt, welcher ebenso groß ist, wie der zwischen den anderen Zähnen. Bei größeren Tieren wächst aber diese Entfernung nicht in dem Maße weiter, während die Ausbildung der Zähne ihren Fortgang nimmt, und so kann es kommen, daß endlich die beiden Zahnanlagen aneinanderstoßen und miteinander verschmelzen, wie ich das bereits beschrieben habe. Der Grund für dieses verminderte Kieferwachstum ist in der Veränderung der Nahrungsaufnahme zu suchen, indem das Walroß sich fast ausschließlich von Muscheln ernährt und seine Zähne nur dazu benutzt, sie zu zerbrechen. Es ist nun leicht einzusehen, daß die größte Kraftentfaltung in kurzen Kiefern und nahe der Drehungsachse des als Hebel wirkenden Unterkiefers stattfindet. Von diesem Gesichtspunkte aus werden uns die Abänderungen, welche das Walroßgebiß erlitten hat, verständlich.

Gehen wir schließlich noch kurz auf den phylogenetischen Standpunkt ein, so müssen wir zunächst OWEN's Ansicht als nicht richtig zurückweisen, wenn er schreibt <sup>1)</sup>: „In the walrus the phocal incisive formula is transitorily represented in the very young animal, which has three teeth in each intermaxillary bone and two in each

---

1) *Odontography*, 1840—45, I, p. 510.

side of the forepart of the lower jaw.“ Da wir nun wissen, daß auch im Unterkiefer 3 Schneidezähne vorkommen, läßt sich diese Ansicht nicht mehr halten. Noch weniger kann ich aber MALMGREN's Ansicht teilen, welcher das Walroß wegen der 3 Schneidezähne des Unterkiefers weiter von den Phociden entfernt und den Mustelinen, besonders *Lutra* und *Enhydria* annähert. Ganz hinfällig ist seine Begründung des großen Unterschiedes zwischen Walroß und Phociden, daß bei letzteren weniger Milchbackzähne vorhanden sein sollen als permanente, beim Walroß dagegen mehr. Gerade dieser Punkt soll das Walroß noch mehr von der Gruppe der Phocaceen entfernen. Zu seiner Anschauung gelangt MALMGREN, indem er die echten Backzähne vom Walroß als Milchprämolaren ansieht und der Meinung ist, daß sie mit den echten Backzähnen der Pinnipedier nicht zu homologisieren seien. Daß diese Auffassung ganz falsch ist, wird ohne weiteres aus meinen Ausführungen ersichtlich.

Aus der Bezahnung läßt sich für die Stammesgeschichte des Walrosses meines Erachtens nach nur eines folgern, daß nämlich seine Abzweigung vom Pinnipedierstamme bereits zu einer Zeit erfolgte, als diese im Unterkiefer noch 3 Schneidezähne besaßen.

Während sich in dieser Gruppe die Zahl der Unterkieferzähne aus irgend welchem ganz bestimmten physiologischen Grunde auf zwei verminderte, fehlte die gleiche Ursache bei dem Walrosse, dessen Schneidezähne keine oder nur ganz geringe Funktionen zu erfüllen haben, und es kommen nach wie vor alle drei Schneidezähne zur Anlage wie zu einer gewissen Ausbildung. Es ist hier wieder einmal ein lehrreiches Beispiel für die Erscheinung gegeben, daß Organe, welche rudimentär werden, ohne daß irgend eine neue Inanspruchnahme zu anderer Funktion an sie herantritt, sich immer wieder embryonal anlegen. Einen ganz ähnlichen Fall kennt man in dem Auftreten der fötalen Bartenwalzähne, welche stets aufs neue wieder embryonal erscheinen, ohne daß es zur Ausübung der geringsten Funktion käme.

Es würde eine große Lücke in vorliegender Arbeit bilden, wenn ich nicht zur Vergleichung die Entwicklungsgeschichte der Bezahnung irgend eines anderen fischfressenden Pinnipediers heranzöge, und ich habe dazu das embryonale Gebiß der *Phoca groenlandica* gewählt.

## 2. Zur Entwicklungsgeschichte des Gebisses der Phociden.

Während über den Zahnwechsel der Otariiden schon seit langer Zeit Angaben in der Litteratur existieren, erhielt man von dem der Phociden erst genauere Kunde durch die Arbeit von STEENSTRUP<sup>1)</sup>. Nur OWEN<sup>2)</sup> hatte vordem ganz allgemein angegeben, daß bei manchen Robben 3 Milchbackzähne vorkämen, und LILLJEBORG<sup>3)</sup> hatte ein neugeborenes Junges von *Halichoerus grypus* untersucht, welches aber die erste Dentition verloren hatte. Aber erst durch STEENSTRUP wurde die Frage nach dem Zahnwechsel von *Phoca barbata*, *Phoca groenlandica* und *Phoca hispida* entschieden. Gemeinsam ist allen diesen Tieren, daß der Zahnwechsel sehr frühzeitig vor sich geht, und daß ein paar Wochen nach der Geburt bereits die zweite Dentition vollkommen durchgebrochen ist. Die Zähne der ersten Dentition bleiben sehr klein und werden zur Zeit der Geburt resorbiert.

Die Zahnformel für das Milchgebiß lautet:  $\frac{3-3}{2-2}, \frac{1-1}{1-1}, \frac{3-3}{3-3}$ ,

während für die zweite Dentition folgende gilt:  $\frac{3-3}{2-2}, \frac{1-1}{1-1}, \frac{5-5}{5-5}$ .

Auf den eigentümlichen Befund STEENSTRUP's an dem Schädel einer neugeborenen Barterobbe komme ich später zurück und will hier nur betonen, daß bei allen drei untersuchten Arten die Prämolaren der ersten Dentition  $P_1$ ,  $P_2$  und  $P_3$  sind, daß also der erste Prämolare sowie der letzte Molar nur in einem Zahnsatze vorkommen sollen. Für *Phoca barbata* vermag ich das Vorkommen der 3 Milchbackzähne, wie ich vorausgreifend bemerken will, an einem kurz vor der Geburt stehenden Embryo ebenfalls zu bestätigen. Ungefähr gleichzeitig mit STEENSTRUP veröffentlichte

1) J. STEENSTRUP, Mælketaendsaettet hos Remmesaalen, Svartsiden og Fjordsaalen (*Phoca barbata* O. FABR., *Ph. groenlandica* O. FABR. og *Ph. hispida* SCHREB.) og i Anledning deraf nogle Bemaerkninger om Tandsystemet hos to fossile Slaegter (*Hyaenodon* og *Pterodon*) Vidensk. Meddelelser fra den Naturh. Forening, Kjøbenhavn 1860, p. 251.

2) OWEN, Odontology, I, p. 506.

3) LILLJEBORG, Bidrag till kännedom om tandömsningen hos Otaria och *Halichoerus*. Årskrift Kgl. Vetenskaps Societeten, Upsala, Årgången, 1860, p. 300.

84. XXVIII. N. F. XXI.



v. NORDMANN<sup>1)</sup>) Untersuchungen über den Zahnwechsel von *Halichoerus grypus*, in denen er zu den gleichen Resultaten kam. Auch bei *Halichoerus* finden sich also nur 3 Milchprämolaren in jeder Kieferhälfte, und zwar für den zweiten, dritten und vierten Prämolare, während der erste und der fünfte Backzahn nur einmal auftreten. Ganz das Gleiche fand REINHARDT<sup>2)</sup>) bei *Cystophora cristata*, so daß also für die Genera *Phoca*, *Halichoerus* und *Cystophora* als sicher folgende Formel für das Milchgebiß gilt:  $\frac{3-3}{2-2}, \frac{1-1}{1-1}, \frac{3-3}{3-3}$ , wobei zu bemerken ist, daß die drei Milchprämolaren den drei mittleren Backzähnen entsprechen. Weitere Bestätigungen kamen für das Milchgebiß von *Phoca vitulina* von DE GAVERE<sup>3)</sup>), für *Macrorhinus leoninus* von FLOWER<sup>4)</sup>), für das von *Otaria pusilla* und *Phoca vitulina* von P. J. VAN BENEDEN<sup>5)</sup>), der im Oberkiefer 3, 1, 3 Milchzähne, im Unterkiefer 3, 0, 3 auffand, es aber unentschieden läßt, ob nicht der letzte Incisivus des Unterkiefers vielmehr der Caninus ist.

Von großem Interesse ist TAUBER's<sup>6)</sup>) Untersuchung an einem größeren Embryo von *Phoca barbata*. TAUBER fand ein Milchgebiß, welches durch folgende Formel ausgedrückt wird:  $\frac{3-3}{2-2},$

$\frac{1-1}{1-1}, \frac{4-4}{4-4}$ . Es waren also hier nicht drei, sondern vier Prämolaren der ersten Dentition vorhanden, und zwar war in diesem Falle auch der erste Prämolare vertreten, dessen Milchzahnanlage zwar sehr rudimentär, doch aber deutlich vorhanden war. Hinter den vier Milchprämolaren befanden sich die Anlagen von zwei

1) A. v. NORDMANN, Das Gebiß von *Halichoerus grypus* und *Phoca anellata*, Paläontologie Südrusslands, Helsingfors 1860, p. 306—308.

2) J. REINHARDT, Om Klapmydsens ufødte Unge og dens Melketandsaet, Vidensk. Medd. Naturh. Foren. Kjöbenhavn, 1864—65, p. 248.

3) DE GAVERE, Het gebit der vinføetige Zoogdieren, Akademisk. Pröveskrift, Groningen 1864 (citirt nach SAHLERTZ l. c. p. 279).

4) FLOWER, Remarks on the homologies and notation of the teeth of the mammalia, Journ. of Anat. and Physiol. III, 1869, p. 262.

5) P. J. VAN BENEDEN, Sur les dents de lait de l'*Otaria pusilla*, Bull. Ac. Royal Belgique, 2. Sér., Tom. XXXI, 1871, p. 64.

6) P. TAUBER, Om Tanddannelse og Tandskifte hos Hvirveldyrene: Iagttagelser og Bemaerkninger, Naturhist. Tidsskrift, Kjöbenhavn 1875, p. 510.

echten Molaren, von denen der erste bedeutend stärker entwickelt war als die Anlagen der Prämolaren zweiter Dentition. Die Anlage des sechsten Backzahnes, welche sich sowohl im Ober- wie im Unterkiefer jederseits vorfand, war sehr klein, von der Anlage des fünften Zahnes nicht durch eine verkalkte Alveolarwand getrennt und hatte ein kleines Dentinscherbchen entwickelt. TAUBER schließt daraus, daß die Zahnformel nicht nur für *Phoca groenlandica*, sondern überhaupt für die echten Phocaceen lauten

$$\text{muß: } \begin{array}{cccc} 3-3 & 1-1 & 4-4 & 2-2 \\ \hline 1-1' & 1-1' & 4-4' & 2-2' \end{array}$$

Gegen diese Auffassung wendet sich in einer ein paar Jahre darauf erschienenen Arbeit SAHLERTZ <sup>1)</sup>, welcher TAUBER die Berechtigung abspricht, aus dem einen Befunde so weittragende Schlüsse abzuleiten. „Wenn TAUBER's Art Schlüsse daraus zu ziehen erlaubt ist, so glaube ich, daß es notwendig sein wird, die normale Zahnformel für eine Menge verschiedener Arten aus verschiedenen Gruppen zu verändern; denn Anomalien mit überzähligen Backzähnen kommen natürlich auch außerhalb der Ordnung der Seehunde vor, und außerdem finden sich überzählige Backzähne an vielen anderen Stellen des Kiefers als gerade hinten, sowohl bei Seehunden, wie diese Beobachtungen zeigen, als auch bei anderen Tieren.“ Auf die von SAHLERTZ beschriebenen Gebißanomalien, welche er bei verschiedenen Seehunden aufgefunden hat, werde ich später noch zurückkommen, ebenso auf die in gleicher Richtung angestellten Untersuchungen von BATESON <sup>2)</sup> und von mir <sup>3)</sup>.

Aus der von mir mitgeteilten Litteraturübersicht ergibt sich zunächst, daß eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung der Seehundsbezahnung bis jetzt aussteht, und ferner, daß sehr wichtige Fragen der Homologisierung noch der Lösung harren. Als Hauptobjekt meiner eigenen Studien wählte ich drei verschieden große Embryonalstadien von *Phoca groenlandica*; den Kopf des kleinsten Embryos zerlegte ich in eine Serie von Frontalschnitten, von den beiden größeren Stadien stand mir je ein Unterkiefer zur

1) J. SAHLERTZ, Om nogle Anomalier i Saelernes Tandsaet, Vidensk. Meddelels. Naturh. Forening Kjöbenhavn, 1877—78, p. 291.

2) BATESON, On numerical variation in teeth, with a discussion of the conception of homology, Proc. Zool. Soc. London, 1892, P. I.

3) l. c. Denkschriften der Med.-anat. Ges. Jena, III. Bd., 1893.

Verfügung, die ebenfalls in Querschnitte zerlegt wurden. Ich beginne mit der Beschreibung der Schnittserie durch den Kopf des jüngsten Embryos. An dessen Oberkieferspitze findet sich vorn eine mittlere sehr breite Epitheleinsenkung, welche sich jederseits am Kiefer entlang als eine Epithellamelle nach hinten fortzieht; wir haben hierin die solide Anlage der Lippenfurche vor uns. Von derselben Basis entspringend, wie die Lippenfurche, aber schräg nach innen ziehend, findet sich eine zweite Epithellamelle jederseits: die Zahnleiste. Die erste Zahnanlage entsteht seitlich nach außen von der Zahnleiste als ein Schmelzorgan, welches bereits das kappenförmige Stadium erreicht hat und anfängt Schmelzpulpa im Innern auszubilden. Das freie, nach innen verlaufende Zahnleistenende ist deutlich vorhanden. Die kleine Zahnpapille ist noch dentinfrei, und ebenso fehlt noch die Schmelzablagerung. In gleicher Weise legen sich zweiter und dritter Schneidezahn an, letzterer weist die größte Anlage auf.

Die Anlage des Eckzahnes unterscheidet sich von den vorhergehenden besonders durch die erheblichere Länge der Zahnpapille. Die Zahnleiste erscheint auf den Querschnitten als ein ziemlich starker Strang, welcher, von der Lippenfurche entspringend, um die Zahnanlage herum und mit ihr in Verbindung stehend, sich nach innen von letzterer biegt und mit abgerundeter Kante endigt. Verästelungen sind so gut wie keine wahrzunehmen. In dem darauf folgenden Zwischenraum zwischen Eckzahn und erstem Prämolare verkürzt sich die Zahnleiste ganz beträchtlich und liegt dicht unter der Oberfläche des Mundschleimepithels als ein im Querschnitt rundlicher Strang.

Merkwürdig zurückgeblieben ist die Anlage des ersten Prämolaren, die noch auf dem kolbenförmigen Stadium steht und sich als eine kugelige Auftreibung der Zahnleiste darstellt, noch ohne jede Spur der Anlage einer Zahnpapille. Hinter der Anlage behält die Zahnleiste noch eine Strecke weit ihre Lage und geringe Dicke bei und liefert dann die etwas größere Anlage des zweiten Prämolaren, an dessen Schmelzorgan sich bereits eine Einbuchtung und darunter liegend eine flache Zahnpapille zeigt. Von einem freien Zahnleistenende ist weder bei dieser noch bei der ersten Prämolaranlage etwas zu sehen. Wohl aber zeigt es sich bei dem darauf folgenden dritten Prämolaren, dessen Schmelzorgan etwas weiter entwickelt ist, wie auch die Papille an Größe zugenommen hat.

Von jetzt an gewinnt die Zahnleiste wieder etwas an Aus-

dehnung, und seitlich nach außen von ihr setzt sich die Anlage des vierten Prämolaren an, etwa in der gleichen Größe wie die Anlage von Prämolare 3. Irgend welche Differenzierung des unteren Zahnleistenendes von der Zahnanlage ist in diesem Stadium nicht zu bemerken, die Zahnleiste bildet noch die innere Wand des Schmelzorganes. Außer der Anlage des vierten Backzahnes findet sich noch keine weitere Zahnanlage vor, die Zahnleiste läuft ein kurzes Stück weiter nach hinten, einen kompakten Strang bildend, und verschwindet darauf.

Die Untersuchung der Zahnanlagen des Unterkiefers in diesem Stadium ergab die gleiche Entwicklungsstufe. Vorn an der Spitze senkt sich eine breite Epithellamelle in die Tiefe, die sich nur sehr unvollkommen in eine erste Anlage der Lippenfurchung und in die Zahnleiste differenziert hat. Die beiden Schneidezahnanlagen stehen auf dem kappenförmigen Stadium, eine Differenzierung des freien Zahnleistenendes ist noch nicht eingetreten. Größer ist die Eckzahnanlage, hier findet sich die Zahnleiste etwas isolierter vor (siehe Fig. 9), sie behält auch in der Zahnanlage ihr freies Ende. Der Prämolare ist im ersten Entwicklungsstadium, er stellt nur eine kolbige Verdickung der im Querschnitt jetzt rundlichen Zahnleiste dar. Der nun folgende Prämolare 2 ist größer, im kappenförmigen Stadium und mit flacher Zahnpapille versehen. Die Zahnleiste bildet noch durchweg die innere Wandung des Schmelzorganes.

Bei Prämolare 3 dagegen ist schon die schwache Andeutung einer Isolierung der Zahnleiste von dem Schmelzorgan angedeutet, und ein ganz ähnliches Bild zeigt die Anlage des Prämolaren 4, der die letzte Zahnanlage darstellt (Fig. 10). Kurz darauf verschwindet die Zahnleiste.

Wir gehen nunmehr zur Betrachtung der Zahnanlagen eines älteren Stadiums von 13 cm Länge über. Eine durch den Unterkiefer gelegte Querschnittsserie beginnt mit den beiden Schneidezahnanlagen, welche bereits eine deutliche Dentinkappe besitzen. Seitlich nach innen von jeder Anlage verläuft die Zahnleiste als kompakter Strang. Zwischen den einzelnen Zahnanlagen ist die Zahnleiste bedeutende Veränderungen eingegangen, indem sie sich in ein zusammenhängendes Netzwerk dünner Epithelstränge aufgelöst hat. Mit der Eckzahnanlage ist insofern eine Veränderung eingetreten, als sich die Zahnleiste, welche in dem jüngeren Stadium (siehe Fig. 9) noch fast vollkommen mit dem Schmelzorgan der Zahnanlage verschmolzen war, hier völlig isoliert hat und

nur an einer Stelle durch eine dünne Epithelbrücke mit dem Schmelzorgan verbunden ist (Fig. 11). Am Ende der Zahnleiste findet sich das Schmelzorgan des Ersatzzahnes, welches auf dem kappenförmigen Stadium steht und eine bereits ganz ansehnliche Zahnpapille umfaßt. Die Anlage des Eckzahnes erster Dentition ist schon weit vorangeschritten. Am Schmelzorgan hat sich besonders das innere Schmelzepithel stark ausgebildet. Es besteht aus sehr langen cylindrischen Zellen, in deren äußerem Ende der ovale Kern liegt. Die Abscheidung von Schmelz hat bereits begonnen (Fig. 12). Von den übrigen Schichten des Schmelzorganes ist nicht mehr viel zu sehen, nur an der Stelle, wo sich das Schmelzorgan mit der Zahnleiste in Verbindung setzt, findet sich etwas Schmelzpulpa vor. Das äußere Schmelzepithel ist fast durchweg rudimentär geworden, und die umgebenden Bindegewebszellen treten vielfach direkt an das von ein paar Zelllagen des Stratum intermedium überdeckte innere Schmelzepithel heran.

Das auf den Eckzahn folgende Stück Zahnleiste liegt ziemlich dicht unter der Mundhöhlenoberfläche und ist von geringer Ausdehnung. Die Anlage des ersten Prämolaren ist auch hier noch sehr weit zurück und repräsentiert sich nur als eine rundliche kompakte Anschwellung der Zahnleiste, noch ohne Andeutung einer Einstülpung. Die Anlage des zweiten Prämolaren ist dagegen sehr viel größer, besitzt ein mächtig entwickeltes Schmelzorgan mit ausgedehnter Schmelzpulpa und weist nach innen zu ein Stück kompakter Zahnleiste auf, welches weit nach unten verläuft (Fig. 13). Ganz ähnlich, nur noch größer zeigt sich die Anlage des dritten Prämolaren. Die Zahnleiste stellt eine schräg nach innen verlaufende Lamelle dar, von der hier und da ganz kurze Sprossen abgehen.

In keiner Weise unterscheidet sich von den früheren Anlagen die des vierten Prämolaren. Ebenso wie bei den vorhergehenden Prämolaren verläuft auch bei ihm, seitlich nach innen von der Zahnanlage die Zahnleiste in die Tiefe und bildet im Querschnitt einen starken, unten abgerundeten Strang, dessen oberer Teil mit dem Schmelzorgan der außen liegenden Zahnanlage in Verbindung tritt. Bei der letzten Zahnanlage, der des ersten Molaren, welche hier zum erstenmale auftritt, ist die Zahnleiste noch in innigerer Verbindung mit dem Schmelzorgan, doch beginnt sie auch hier sich zu differenzieren und zeigt bereits ein ganz kurzes freies Ende. Die Anlage dieses letzten Backzahnes ist beträchtlich

kleiner als die der vorbergehenden, auch fehlt die Schmelz- und Dentinbildung noch vollkommen (Fig. 14).

Die Weiterentwicklung des Gebisses studierte ich an Querschnitten durch den Unterkiefer eines größeren Embryos von 25 cm Länge, der zwar unbestimmt war, aber höchst wahrscheinlich derselben Art angehörte.

Der erste Schneidezahn, mit dessen Anlage wir wiederum beginnen wollen, zeigt eine starke Dentinentwicklung, und ebenso ist die Bildung des Schmelzes weit vorangeschritten. Das Schmelzorgan hat die Schmelzpulpa verloren und besteht nur noch aus dem inneren Schmelzepithel und einigen Reihen Zellen des Stratum intermedium. Eine sehr auffällige Veränderung zeigt die Zahnleiste, welche durch äußerst zahlreiche Sprossen ein netzförmiges Aussehen erlangt hat. An ihrem unteren freien Ende hat sich die erste Anlage des Ersatzzahnes ausgebildet, freilich noch auf einer niederen Stufe der Entwicklung stehend. Es ist nichts anderes als eine mächtige, kompakte Epithelmasse, ohne Spur von innerer Differenzierung, an deren unterem Rande eine leichte Einbuchtung bemerklich ist (Fig. 15). Ganz ähnlich verhält sich die Anlage des zweiten Schneidezahnes, auch hier findet sich nach innen von ihm am Ende der Zahnleiste eine aus kompakter Epithelmasse gebildete Ersatzzahnanlage vor.

Der Eckzahn ist mächtig entwickelt, sein Schmelzorgan stark reduziert. Die Zahnleiste, welche nur noch durch einen dünnen seitlichen Strang mit dem Schmelzorgan in Verbindung steht, setzt sich in netzförmiger Auflösung in die Tiefe fort, wird weiter unten kompakter und endigt in dem Schmelzorgan des weit vorgeschrittenen Ersatzzahnes. Letzterer ist, wie Fig. 16 zeigt, bereits sehr vollkommen entwickelt, an der Spitze seiner langen Zahnpapille hat sich bereits ein Dentinscherbchen abgelagert. Das Schmelzorgan enthält die Schmelzpulpa in starker Ausbildung. Was in vorliegendem Falle von besonderem Interesse ist, ist das Verhältnis der Zahnleiste zu dieser Ersatzzahnanlage. Letztere befindet sich nämlich nicht am Ende der Zahnleiste, sondern seitlich nach außen davon, und die Zahnleiste setzt sich noch ein Stück nach unten fort.

In dieser Anlage sehen wir die Möglichkeit der Entwicklung einer dritten Dentition.

Auf der dem Eckzahn folgenden Strecke zieht sich die Zahnleiste mehr unter das Mundhöhlenepithel zurück und stellt hier ein Gewirr netzförmig verbundener Epithelsprossen dar (Fig. 17).

Die Anlage des ersten Prämolaren ist zwar klein, steht aber doch schon auf einer höheren Stufe der Entwicklung. Auf der Spitze der Papille hat sich ein Dentinscherbchen ausgebildet, während das Schmelzorgan noch in vollster Entfaltung steht und besonders eine voluminöse Schmelzpulpa aufzuweisen hat. Die Zahnleiste bildet die innere Wand des Schmelzorganes, besitzt aber bereits ein unteres freies Ende (Fig. 18). Noch ist zu bemerken, daß sich nach außen von der Zahnanlage ein starker Strang von der Zahnleiste abzweigt, der in einer Anschwellung endigt. Die Kleinheit und das verzögerte Wachstum des ersten Prämolaren bei den Pinnipediern ist wohl darauf zurückzuführen, daß bei ihren carnivorenartigen landlebenden Vorfahren der Eckzahn noch viel stärker entwickelt war, und dadurch die Funktion des dahinter liegenden ersten Backzahnes bedeutend herabgemindert wurde, ein Verhalten, welches wir ja bei den jetzt lebenden Carnivoren ebenfalls beobachten können.

Bedeutend größer ist die Anlage des zweiten Prämolaren, bei dem auch bereits die Abscheidung von Schmelz begonnen hat. Das Schmelzorgan ist im wesentlichen auf das sehr hohe innere Schmelzepithel reduziert, über dem nur einzelne Zellen des Stratum intermedium lagern. Die Verbindung mit der Zahnleiste ist sehr undeutlich geworden, letztere läuft an der Innenseite der Zahnanlage entlang und endigt mit starker kolbenförmiger Anschwellung, die an ihrer unteren Seite zwei wellenförmige Einbuchtungen zeigt. Wir haben hier den Ersatzzahn zu Prämolar 2 vor uns. An dieser Zahnanlage des Prämolaren 2 tritt nun eine eigentümliche Erscheinung auf, die nur als eine jener „Anomalien“ gedeutet werden kann, wie sie in Robbengebissen so häufig sind. Nachdem die Zahnanlage der ersten Dentition dieses Prämolaren fast aus den Bildern verschwunden ist, tritt von neuem eine Zahnanlage auf, mit ersterer derart in Kontinuität, daß die Dentinkappen beider zusammenhängen. Diese accessorische Zahnanlage erreicht eine noch bedeutendere Entwicklung als die vor ihr liegende. Das gesamte, aus beiden verschmolzenen Zahngebilden bestehende Produkt erreicht die doppelte Längenausdehnung des darauf folgenden dritten Prämolaren. Sehr eigentümlich verhält sich hier die Zahnleiste. Nachdem sie den bereits erwähnten Ersatzzahn zum zweiten Prämolaren geliefert hat, kehrt sie zu ihrem früheren Umfang zurück, um dann seitwärts von der accessorischen Zahnanlage nochmals anzuschwellen und eine weitere Ersatzzahn-

anlage auszubilden, die ebenfalls an ihrem unteren Rande bereits eingebuchtet ist und eine kleine Zahnpapille umfaßt.

Wir haben also statt eines einheitlichen zweiten Prämolaren ein Gebilde vor uns, welches in der ersten Dentition aus zwei miteinander durch eine schmale Brücke verbundenen Zahnanlagen besteht, die aber verschmolzen sind, während ihre deutlich ausgebildeten Ersatzzahnanlagen vollkommen und durch einen weiten Zwischenraum voneinander getrennt sind. Vergewärtigen wir uns die Befunde, welche ich in einer früheren Arbeit<sup>1)</sup> über die ziemlich häufig vorkommende Vermehrung der Zahnzahl niedergelegt habe, so kann es uns nicht zweifelhaft sein, daß auch hier eine solche Vermehrung im Entstehen begriffen ist. In der ersten Dentition sind beide Zahngebilde miteinander verschmolzen, in der zweiten vollkommen voneinander getrennt, und es ist jetzt embryologisch verständlich, daß, wenn die zweite Dentition zum Durchbruch kommt, leichtlich der Fall eintreten kann, daß die beiden Ersatzzähne, die ich P',a und P',b nennen will, in ihrer Entwicklung auch später getrennt bleiben, und daß also an Stelle eines einheitlichen Zahngebildes deren zwei auftreten.

Ich werde später noch einmal darauf zurückzukommen haben.

Während sich an dem Doppelzahne Prämolare 2 eine Differenzierung der Zahnkrone in einzelne Höcker noch nicht deutlich nachweisen ließ, ist dies der Fall beim Prämolare 3. An der Anlage dieses Backzahnes kann man deutlich einen größeren Mittelhöcker und je einen davor und dahinter liegenden kleineren Höcker unterscheiden. Die Zahnleiste hängt mit dem teilweise rückgebildeten Schmelzorgan nur an einer Seite durch eine dünne Brücke zusammen, an ihrem freien Ende bildet sie den auf dem kolbenförmigen Stadium stehenden Ersatzzahn.

Wir kommen nunmehr zur Anlage des vierten Prämolaren, von dem uns Fig. 19 ein Querschnittsbild liefert. Hier sehen wir die große Zahnanlage, welche an ihrer Spitze eine ansehnliche Dentinkappe abgelagert hat, umgeben von dem noch intakten Schmelzorgan, welches zu beiden Seiten der Zahnspitze noch Schmelzpulpa enthält.

Auch die Ablagerung von Schmelz hat bereits begonnen. In Zusammenhang mit der Zahnleiste steht das Schmelzorgan nur

---

1) Vergl. anat. und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren, 2. Teil, Kap. VI, p. 444. Denkschriften der Med.-naturw. Gesellschaft in Jena, III. Bd.



durch einen dünnen Strang, welcher beide miteinander verbindet. Die Zahnleiste selbst ist eine durchaus kompakte Lamelle, die an der Innenseite der Zahnanlage entlang in die Tiefe verläuft und seitlich und etwas nach hinten zu von ihr eine ganz mächtige Anschwellung zeigt, die als nichts anderes als die Ersatzzahnanlage zum Prämolaren 4 aufgefaßt werden kann.

Recht interessant ist die Anlage des ersten Molaren. Hier nimmt das Schmelzorgan der etwas kleineren Zahnanlage zwar teilweise die Zahnleiste als innere Wandung auf, die letztere hat aber bereits einen ganz ansehnlichen freien unteren Teil, der im hinteren Teil der Zahnanlage von ihr getrennt und parallel mit ihr in die Tiefe verläuft (Fig. 20). Wenn es auch nicht zur Anlage eines Ersatzzahnes kommt, so ist doch auch hier wie bei den vorhergehenden Prämolaren die Zahnanlage im wesentlichen der ersten Dentition zuzurechnen.

Ob sich hier die Zahnleiste noch weiter von dem Schmelzorgan differenziert, oder ob sie auf diesem teilweise verschmolzenen Zustande verharret und in ihrem freien Ende zu Grunde geht, vermag ich auf Grund meines Materiales nicht zu entscheiden, halte es aber für unwesentlich gegenüber der Feststellung der Thatsache, daß der erste echte Molar ebenfalls zu derselben Serie gehört, wie die vorhergehenden Anlagen, nämlich zur ersten Dentition, und sich morphologisch nur dadurch von ihnen unterscheidet, daß in der inneren Wandung seines Schmelzorganes ein Teil des Materiales mitenthalten ist, welches bei den Prämolaren den Ersatzzahn liefert.

Auf Fig. 20 sieht man übrigens einen starken, kolbigen Ast auch nach außen von der Zahnanlage abgehen. Wir haben schon öfter im Laufe dieser Untersuchung Gelegenheit gehabt, derartige vor der Anlage der ersten Dentition verlaufende Sprossen zu beschreiben, und ich glaube, daß man auch hier daran denken kann, diese Epithelsprossen als rudimentäre Anlagen einer ursprünglich vor der ersten Dentition vorhandenen Zahnserie aufzufassen.

Der hinter der Anlage des ersten Molaren gelegene Rest der Zahnleiste verschwindet bald, nicht ohne vorher noch eine kleine Anschwellung geliefert zu haben, die man als die rudimentäre Anlage eines vierten Molaren aufzufassen hat. Daß wir hier eine rudimentäre Anlage vor uns haben, läßt sich an dem auftretenden Degenerationsprodukt, einer großen Epithelperle, erkennen. Vergewärtigen wir uns, daß, wie bereits von früheren Forschern hervorgehoben ist, eine Variabilität in der Zahnzahl bei Robben

dadurch eintreten kann, daß sich ein sechster Backzahn am hinteren Ende der Zahnreihe entwickelt, so können wir verstehen, daß dieser letzte Backzahn sich noch embryonal anlegt, hier gewöhnlich aber nicht zur Ausbildung kommt, sondern sehr frühzeitig rudimentär wird. Es ist natürlich noch nicht bewiesen, daß sich die mehr oder weniger rudimentäre Anlage eines solchen sechsten Backzahnes konstant in allen Seehundsgebissen findet, sondern vielmehr bis jetzt nur in dem einen vorliegenden Falle, sowie bei einem Embryo von *Phoca barbata* von TAUBER konstatiert.

Späteren Untersuchungen muß es vorbehalten bleiben, festzustellen, ob sich die Anlage des sechsten Backzahnes konstant im Seehundsgebisse vorfindet. Ich halte es deshalb nicht für unwahrscheinlich, weil an den beiden einzigen größeren Embryonen, welche daraufhin jetzt untersucht worden sind, diese Anlagen nachgewiesen werden konnten.

Fassen wir die Resultate unserer entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen an diesen 3 verschiedenen großen Embryonalstadien mit den in der Litteratur enthaltenen Angaben zusammen, so ergibt sich folgendes: Was zunächst die Form der Zähne anbetrifft, so zeigt die Entwicklungsgeschichte, daß die Ausbildung der seitlichen Höcker, welche wir an den Backzähnen des erwachsenen Tieres treffen, erst in eine spätere Embryonalzeit fällt. Die beiden jüngsten Stadien zeigen noch keine Spur davon, und erst im dritten Stadium treten sie auf.

Ferner tritt bei den Pinnipediern die eigentümliche Erscheinung ein, daß die erste Dentition schon sehr frühzeitig — fast stets intrauterin — verschwindet. LECHÉ<sup>1)</sup> hat bereits ausgeführt, daß bei den Formen, welche durch eine stärkere Vereinfachung ihrer Backenzähne sich dem homodonten Typus am meisten nähern (*Halichoerus*, *Cystophora* und *Macrorhinus*) die erste Dentition viel schwächer ist als bei *Phoca*, daß also Homodontie und Monophyodontismus Hand in Hand gehen. Doch kann ich ihm nicht vollkommen beipflichten, wenn er schreibt: „Falls nämlich die eine Zahngeneration oder das Zahnsystem überhaupt überflüssig oder von untergeordneter Bedeutung geworden ist, können wir uns keine Ursache — außer Funktionswechsel und gänzlich verschiedener Nahrungsart beim jungen und alten Tiere — denken, welche das Auftreten der anderen Zahnreihe erfordern könnte. Vielmehr beobachten wir, wie das eine Gebiß in demselben Maße

1) l. c. p. 541.

rudimentär wird und schwindet, als das persistierende Gebiß der regressiven Entwicklung anheimfällt.“ Der Grund, weshalb Homodontie und Monophyodontismus gleichzeitig auftreten, scheint mir vielmehr für die Zahnwale und Pinnipieder in erster Linie darin zu liegen, daß ein Zahnwechsel die Fähigkeit, ihre Nahrung zu erbeuten, in hohem Maße einschränken müßte. Bei beiden Ordnungen fischfressender Säugetiere ist durch das Auftreten der Homodontie zwar bekundet, daß den einzelnen Zähnen keine Spezialfunktionen mehr zukommen, es ist damit aber nicht gesagt, daß das Gebiß rudimentär zu werden braucht. An Stelle der Spezialfunktionen tritt für alle Zähne eines derartigen Gebisses eine neue gleichartige Funktion, nämlich die glatte Beute zu ergreifen und festzuhalten, und in Uebereinstimmung mit dieser einheitlichen Funktion gewinnen auch die einzelnen Zähne einheitliche Gestalt. Die Bedeutung eines solchen Gebisses beruht also jetzt auf der vollkommenen Gleichartigkeit seiner Komponenten. Ein eintretender Zahnwechsel würde diese Gleichartigkeit im empfindlichsten Maße stören und damit das gesamte Gebiß für einige Zeit fast funktionslos machen. Ich betrachte daher die Erscheinung, daß ein Zahnwechsel unterbleibt, als direkt mit der Funktion des homodonten Gebisses zusammenhängend.

Andererseits will ich nicht bestreiten, daß eine Rückbildung des Gebisses leichter von einem homodonten als von einem heterodonten Gebisse seinen Ausgang nehmen kann, da im ersten Falle nur eine einzige Funktion der Bezahnung in Betracht kommt und diese leichter von anderen Teilen der Mundhöhle, z. B. den Kieferrändern, übernommen werden kann.

Es entsteht nun die weitere sehr wichtige Frage, weshalb in dem einen Falle, bei den Zahnwalen, die erste Dentition, im anderen, bei den Pinnipidiern, die zweite Dentition zur vollen Entfaltung kommt. Zur Entscheidung ist der phylogenetische Gesichtspunkt maßgebend. Bei den älteren Säugetieren hat die erste Dentition das Uebergewicht über die zweite und kann ganz oder teilweise persistieren, bei den höheren Formen beginnt die zweite Dentition zu dominieren, und die erste hat nur eine kurze Funktionsdauer. Da nun die uns unbekannten Vorfahren der Zahnwale auf jeden Fall sehr primitive Säugetiere gewesen sind, so ist es erklärlich, wenn bei den Odontoceten die erste Dentition persistiert, die Pinnipieder dagegen haben sich in viel späterer Zeit von höher organisierten carnivorenähnlichen Vorfahren abgezweigt und haben wie diese eine stärker ausgebildete zweite

**Dentition.** Ein Umstand, welcher den Zahnwechsel bei letzteren noch im embryonalen Leben begünstigt, ist die lange Dauer der Tragzeit und die enorme Größe der Jungen, welche bei *Hali-choerus grypus* z. B. bei der Geburt über die Hälfte der Größe der Mutter erreichen. Die kurze, höchstens 3—4 Wochen dauernde Säugeperiode fällt demnach gerade in die Zeit, in welcher die erste Dentition bereits verschwunden, die zweite im Durchbrechen begriffen ist.

Wie bei allen anderen Säugetieren erfolgt auch bei den Pinnipediern die Anlage der ersten Dentition seitlich nach außen von der Zahnleiste, welche zuerst eine kompakte, senkrecht zur Anlage der Lippenfurche stehende Epithellamelle darstellt, später durch starke Wucherungen in ein Netz verschlungener Epithelstränge sich auflöst. Die Anlage des ersten Molaren verzögert sich etwas gegenüber der der vorhergehenden Zähne, in älteren Stadien legt sich (ob allgemein?) ein zweiter Molar an, der gelegentlich zum Durchbruch kommt, meist aber resorbiert wird. Sehr stark verzögert erscheint die Anlage des ersten Prämolaren, der in den beiden ersten Stadien noch auf dem kolbenförmigen Stadium steht, während die anderen Zähne bereits einen viel höheren Ausbildungsgrad erreicht haben. Der häufigen Angabe gegenüber, daß der erste Prämolare nur in der zweiten Dentition vorkomme, ist daraufhin zu verweisen, daß seine wohlausgebildete Anlage, welche sich in meinem größten Stadium vorfindet, der ersten Dentition zugehört, was unwiderleglich daraus hervorgeht, daß seitlich nach innen von ihr sich die freie Zahnleiste ein Stück fortsetzt. Daß es auch zum Zahnwechsel beim ersten Prämolaren kommt, scheint mir aus TAUBER's Angaben an einem älteren Embryo von *Phoca groenlandica* hervorzugehen, wo im Inneren einer über dem Prämolare 1 zweiter Dentition liegenden Alveole ein kleines, quarzähnliches Konkrement sich fand, welches mit Zellen des Schmelzorgans bedeckt war. Das scheint demnach der Rest des Prämolaren 1 erster Dentition zu sein, welcher in meinem Stadium III noch vollkommen entwickelt ist (Fig. 18). Der Zahnwechsel erfolgt demnach intrauterin. Wir haben also bei den Phociden nicht, wie fast durchweg angegeben, drei Prämolaren erster Dentition, sondern vier. Die Zahnformel für das Milchgebiß ist:

$$\begin{array}{ccc} 3-3 & 1-1 & 4-4 \\ \underline{2-2} & \underline{1-1} & \underline{4-4} \end{array}$$

Eine weitere wichtige Frage ist die: Gehören die echten Molaren der ersten oder der zweiten Dentition an? Bekanntlich

gehen die Ansichten darüber sehr auseinander, und die vielen Widersprüche, welchen wir in der Litteratur begegnet sind, sind auf die große Unsicherheit der Grundanschauungen zurückzuführen. Die vorliegenden Präparate von *Phoca groenlandica* zeigen unwiderleglich, daß einmal die echten Molaren nimmermehr der zweiten Dentition angehören, wie von vielen Seiten angenommen, daß ferner die Annahme einer dritten Dentition (WORTMAN) ganz überflüssig ist, sondern daß sie vielmehr auf dieselbe Weise entstehen wie die vorausgehenden Prämolaren erster Dentition, mit dem einzigen Unterschiede, daß es nicht zur Bildung eines eigenen Ersatzzahnes kommt. Die echten Molaren gehören also im wesentlichen zur ersten Dentition.

Der erste Molar bildet einen Uebergang von den Prämolaren zu dem zweiten Molaren. Während bei dem zweiten Molaren das freie Ende der Zahnleiste, aus welchem sich der Ersatzzahn bildet, sich kaum noch von der Schmelzorgananlage differenziert, vielmehr dessen innere Wandung bildet, ist beim ersten Molaren diese Differenzierung des freien Zahnleistenendes (Fig. 20) viel deutlicher, wenn auch nicht so weitgehend wie bei den vorausgehenden Prämolaren. Mit der beim ersten Molaren vorhandenen Anlage eines freien Zahnleistenendes ist die Möglichkeit der Ausbildung eines Ersatzzahnes gegeben, in welchem Falle also aus dem echten Molaren ein Prämolar würde. Einen scharfen morphologischen Unterschied zwischen Prämolaren und Molaren können wir daher nicht aufstellen, indem der erste Molar zwischen beiden einen Uebergang bildet. Es läßt sich nur ganz allgemein sagen, daß das Material, welches beim Prämolaren zur Bildung des Schmelzorganes des Ersatzzahnes verwandt wird, sich beim echten Molaren nur unvollkommen oder gar nicht von der Zahnanlage differenziert, sondern zur Innenwand des Schmelzorganes wird. Es besteht also die nach innen gelegene Wand des der ersten Dentition angehörigen Schmelzorganes eines echten Molaren aus dem Material — der unteren Zahnleistenstrecke — aus welchem bei den Prämolaren die Ersatzzahnanlage gebildet wird.

Wenn wir von dem von mir in früheren Arbeiten entwickelten, durchaus berechtigten Gedanken ausgehen, daß das Gebiß der Säugetiere zu homologisieren ist mit dem in mehreren Dentitionen aufeinander folgenden Gebisse von reptilienähnlichen Vorfahren, so werden wir für die echten Molaren zu dem Schlusse kommen, daß hier nur eine Dentition zur vollkommenen Anlage kommt, und die anderen unterdrückt worden sind, indem das Material, aus

dem sie sich hätten bilden können, mit zur Bildung der einmaligen Zahnanlage verwandt worden ist. Es ist also eine Verschmelzung der Anlage der ersten Dentition mit dem Keime, welcher die folgende Dentition enthielt, eingetreten, und es läßt sich daher auch sagen, daß die echten Molaren ein Verschmelzungsprodukt der Anlagen erster Dentition mit dem Materiale, aus dem sonst die zweite Dentition entsteht, darstellen.

Eines erhellt mit Sicherheit aus vorliegenden Untersuchungen, daß es nämlich ganz falsch ist, die echten Molaren, wie allgemein angenommen, der zweiten Dentition zuzurechnen, daß sie vielmehr im wesentlichen der ersten Dentition angehören, und es liefern diese Studien am embryonalen Robbengebiß eine willkommene Unterstützung zu demselben schon früher von mir am Beuteltiergebisse<sup>1)</sup> gewonnenen Resultate, welches RÖSE und LECHZ bei einer größeren Anzahl von Säugetieren ebenfalls gefunden haben.

Andererseits möchte ich aber betonen, daß ein Teil des Schmelzorganes des Molaren, und zwar seine Innenwand, aus dem unteren Ende der Zahnleiste, also aus dem Material gebildet wird, welches in potentia die Anlage der zweiten Dentition enthält, und von diesem Gesichtspunkte aus habe ich in einer unlängst erschienenen Arbeit<sup>2)</sup> die Behauptung aufgestellt, daß der Hauptunterschied zwischen Molaren und Prämolaren darin beruht, daß bei letzteren beide Dentitionen getrennt bleiben, bei ersteren verschmelzen, wenn auch die Verschmelzung meist auf sehr frühe Stadien der Entwicklung zurückverlegt wird. Daß diese Verschmelzung gelegentlich auch später erfolgen kann, ja daß es bis zur Bildung einer kleinen Ersatzzahnanlage seitlich nach innen von der Hauptzahnanlage kommen kann, die erst später miteinander verschmelzen, dafür habe ich bei *Phocaena communis*<sup>3)</sup> den Beweis gefunden.

Ein ferneres Resultat unserer Untersuchung der Entwicklung des Robbengebisses ist folgendes: Im Laufe der Entwicklung des Gebisses treten nicht nur die beiden, mit erster und zweiter Dentition anderer Säugetiere

1) KÜKENTHAL, Das Gebiß von *Didelphys*, ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Beuteltiergebisses. Anat. Anz. 1891, p. 665.

2) KÜKENTHAL, Vergl.-anatom. und entwicklungsgeschichtl. Untersuchungen an Wäلتieren. Denkschriften der Med.-nat. Ges., Jena 1893, Bd. III, p. 448.

3) Denkschriften der Med.-nat. Gesellsch., Jena 1893, Bd. III, p. 409.

zu homologisierenden Dentitionen auf, sondern es können in der ersten Anlage vier aufeinander folgende Dentitionen vorhanden sein. Eine von den beiden accessorischen Dentitionen dokumentiert sich als ein starker Epithelsproß, welcher nach außen von der Milchbezaehlung abgeht und ein kolbenförmiges Ende besitzt. Ganz ähnliche Bildungen fand LECHE gelegentlich bei *Erinaceus* und *Didelphys*, und von mir wurde ihr konstantes Vorkommen innerhalb der Entwicklung der Bartenwale beobachtet <sup>1)</sup>, wo sie einen höheren Grad der Entwicklung erreichen können.

Sind so die vor der ersten Dentition liegenden Epithelsprossen die letzten Reste einer ehemaligen, bei den Säugetieren geschwundenen Zahnreihe, so sind auch andererseits Andeutungen einer vierten Dentition vorhanden, und zwar habe ich dieses Vorkommnis beschrieben vom Eckzahn des Unterkiefers des größten Stadiums. Die wohl ausgebildete Eckzahnanlage (Fig. 16) liegt hier nicht am Ende der Zahnleiste, sondern seitlich nach außen von ihr, so daß es also zur Ausbildung eines freien, nach innen von der zweiten Dentition verlaufenden Endes der Zahnleiste kommt. Damit ist die Möglichkeit der Ausbildung einer neuen Dentition gewährleistet.

Einen ganz ähnlichen Befund erwähnt LECHE <sup>2)</sup> von Prämolaren 3 und 4 des Igels. „Wir finden somit, daß auch bei Ersatzzähnen sich der Schmelzkeim, wenn er das glockenförmige Stadium erreicht hat, sich von dem Schmelzleistenende emancipieren kann. Hieraus ergibt sich die Möglichkeit einer dritten Dentition.“ Eine glänzende Bestätigung seiner Annahme erhielt LECHE durch Auffindung eines ausgebildeten Zahnes, welcher bei einem *Erinaceus* medialwärts vom oberen Prämolaren 4 (zweiter Dentition) sich ausgebildet hatte.

Schließlich möchte ich noch auf eine im Robbengebiß sehr häufige Erscheinung, nämlich die der sekundären Zahnvermehrung zurückkommen, nachdem ich diese Frage in einer letzthin erschienenen Arbeit <sup>3)</sup> bereits insoweit behandelt habe, als es mir zur Zurückweisung der darauf gestützten BATESON'schen Anschauungen nützlich erschien.

1) l. c. p. 427.

2) LECHE, Studien zur Entwicklung des Zahnsystems bei den Säugetieren. Morphol. Jahrb. 1893, p. 517.

3) Denkschriften der Med.-nat. Ges., 1893, Bd. III.

Wir müssen dabei scharf unterscheiden zwischen einer sekundären Zahnvermehrung, welche dadurch auftritt, daß sich zwischen die Backzähne ein überzähliger einschiebt, und zwischen einer anscheinenden Zahnvermehrung, die ihre Ursache im Erscheinen eines zweiten Molaren hat. Betrachten wir letzteres Vorkommnis zuerst, so ergeben sich aus der Litteratur eine nicht geringe Menge von Fällen, in denen das Auftreten eines solchen Backzahnes beschrieben wird. Zum Gegenstande eigener Untersuchungen wurden diese „Anomalien“ gemacht von SAHLERTZ<sup>1)</sup>, der sie an einer großen Anzahl verschiedener Robbenschädel untersucht, und vor ihm von NEHRING<sup>2)</sup> bei *Halichoerus grypus*, welcher den 6. Backenzahn im Oberkiefer so häufig auffand, daß er die Zahnformel aufstellt:  $\frac{3}{2}, \frac{1}{1}, \frac{5}{5}$  oder  $\frac{6}{5}$ .

Von seiten um die Existenz exakter Zahnformeln besorgter Forscher wurde diese Zahnvermehrung am Ende der Zahnreihe sehr stiefmütterlich behandelt, sie erschien ebenso unwillkommen wie die sekundäre Zahnvermehrung durch Einschiebung eines accessorischen Zahnes, welche beide Erscheinungen früher nicht voneinander geschieden wurden. So kämpft REINHARDT gegen STEENSTRUP und später SAHLERTZ gegen TAUBER, der allerdings etwas kühn auf seinen einen Befund an einem Embryo von *Phoca barbata* hin die Zahnformel veränderte, und stets wird dabei von „überzähligen Zähnen“ als ganz gelegentlich auftretenden Mißbildungen gesprochen.

Bleiben wir zunächst bei dem Auftreten eines zweiten Molaren, so haben wir zu konstatieren, daß bei den beiden einzigen Embryonen, welche von geeigneter Größe waren und daraufhin untersucht worden sind, sowohl von TAUBER wie von mir seine Anlage konstatiert worden ist. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle kommt der zweite Molar nicht zum Durchbruch, es existiert aber andererseits eine nicht geringe Anzahl von Fällen, in denen sein Erscheinen beobachtet worden ist. Liegt es da nicht nahe, daran zu denken, daß wie bei den Otariiden so auch bei den Phociden der zweite Molar sich wohl anlegt, aber nicht wie bei ersteren stets, sondern nur gelegentlich zum Durchbruch

1) J. SAHLERTZ, Om nogle Anomalier i Sælernes Tandsaet. Vidensk. Medd. Naturh. Foren. Kjöbenhavn, 1878, p. 275.

2) NEHRING, Ueber Gebiß und Skelett von *Halichoerus grypus*. Zool. Anzeiger, 1873, p. 610.

3) L. c. Denkschriften, Bd. III, p. 446.



kommt? Hatte ich in meiner letzthin veröffentlichten Arbeit geschrieben, daß dieser gelegentlich auftretende zweite Molar eine neue Acquisition sei, so möchte ich diesen Satz jetzt auf Grund der vorliegenden entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen dahin abgeändert wissen, daß ich den gelegentlich noch erscheinenden 6. Backzahn der Phociden für homolog dem 6. Backenzahn der Otariiden halte, und daß dieser Backenzahn bei den Phociden im Verschwinden begriffen ist.

Auch den Grund für das allmähliche Verschwinden dieses Zahnes glaube ich angeben zu können. Wie bekannt hat sich das Gebiß der Robben einem teilweisen Funktionswechsel unterzogen. Die Backzähne haben das Geschäft des Zermalmens und Kauens der Speise aufgegeben und dienen wie die vorderen Zähne nur mehr dem Ergreifen der glatten Beute. Für diese Funktion kommen aber besonders die vorderen Zähne in Betracht, während die hintersten sich wenig oder gar nicht daran beteiligen können. Das Schwergewicht der Funktion des Gebisses wird damit nach vorn gelegt, und das ist meines Erachtens der Grund, weshalb bei der ältesten Gruppe der Pinnipedier, den Phociden, der letzte Backzahn im allmählichen Verschwinden begriffen ist.

Ganz der gleiche Grund, welcher das Schwinden des letzten Backzahnes bewirkt, ruft auch das Erscheinen überzähliger Zähne zwischen den Backzähnen hervor. Wie ich schon in meinen früheren Bemerkungen über das Robbengebiß <sup>1)</sup> hervorgehoben habe, müssen wir bei diesen Tieren den Beginn eines Prozesses annehmen, der bei anderen fischfressenden Säugetieren, den Zahnwalen, zur Bildung einer langen Schnauze geführt hat, nämlich der Prozeß einer sekundären Verlängerung der Kiefer. Es ist ja von vornherein leicht einzusehen, daß bei Fische erhaschenden Tieren eine lange Schnauze zweckdienlicher ist, als eine kurze. Bei den Zahnwalen konnte ich den embryologischen Nachweis liefern, daß diese Kieferverlängerung erst im Laufe der Entwicklung eintritt, also eine sekundäre, spät erworbene Eigenschaft ist; bei den Phociden ist dieser Prozeß erst in seinem Beginne, ein solcher embryologischer Nachweis daher kaum möglich. Was mir aber für die Existenz dieses Prozesses auch bei den Seehunden spricht, basiert auf folgendem. Ueberblickt man die ganz bedeutende Anzahl von Fällen wahrer sekundärer Zahnvermehrung,

---

1) l. c. Denkschriften, p. 446.

wie wir sie besonders durch die Untersuchungen von STEENSTREP, TAUBER, SAHLERTZ, BATESON und mir kennen gelernt haben, so werden wir sehr viele finden, in denen der accessorische Zahn ganz nahe an einen anderen gerückt ist, ja, es kommen Fälle vor, wo, wie bei *Ommatophoca Rossii*<sup>1)</sup> der accessorische Zahn mit seinem Nachbar teilweise verschmolzen erscheint. Schon früher habe ich mich dahin ausgesprochen, daß wir hier den Beginn eines Prozesses vor uns haben, den ich bei den Bartenwalen in seinen einzelnen Phasen verfolgen konnte, nämlich der Teilung von Backzähnen. Die vorliegende embryologische Untersuchung gewährt eine gewichtige Stütze für diese Ansicht. Bei der Beschreibung der Zahnanlagen im Unterkiefer des größten Stadiums von *Phoca groenlandica* hatte ich bereits angeführt, daß der Prämolare 2 ein Doppelzahn von doppelter Länge ist, welcher aus zwei Einzelzahnanlagen besteht, die nur durch eine schwache Dentinbrücke miteinander verbunden sind. Wohl gemerkt, gilt dies nur für den Prämolare 2 der ersten Dentition! Die Entstehung dieses Doppelzahnes, wie aller derartigen Bildungen überhaupt, denke ich mir nun so, daß gerade an der Stelle, wo sich die ursprünglich einfache Zahnanlage anzulegen im Begriffe stand, ein besonderes starkes Wachstum des Kiefers erfolgte, und daß dadurch der Anstoß zu einer Verlängerung und teilweisen Teilung der Zahnpapille gegeben wurde. Nehmen wir nun an, daß das stärkere Längenwachstum des Kiefers an dieser Stelle auch noch später eine Zeitlang fort dauerte, so können wir verstehen, daß die beiden Teile der ursprünglich einheitlichen Zahnpapille weiter auseinandergedrängt wurden, und eine Gesamtzahnanlage zustande kam, wie sie uns der eben erwähnte Milchprämolare 2 des Unterkiefers von *Phoca groenlandica* veranschaulicht. Immerhin ist die Zahnanlage aber noch einheitlich, während wir in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle den accessorischen Zahn vollkommen getrennt von seinen Nachbarn und häufig auch in gleich weiter Entfernung von beiden erblicken. Wie ist diese Erscheinung zu erklären? Auch dafür giebt unser entwicklungsgeschichtlicher Befund die Lösung. Bekanntlich erscheint die zweite Dentition — und um diese handelt es sich im Gebiß der untersuchten Schädel abschließend — bedeutend später als die erste, und so ist in unserem Falle beim Prämolare 2 der embryonalen *Phoca groenlandica* die Thatsache zu verzeichnen, daß zwar die beiden Teile des

1) l. c. Denkschriften, Bd. III, p. 444.

Doppelzahnes erster Dentition noch zusammenhängen, daß aber statt einer Ersatzzahnanlage sich zwei gebildet haben, je eine nach innen von jedem Teilstücke. Diese beiden Anlagen sind aber von vornherein isoliert und werden sich auch isoliert weiter entwickeln, so daß also an Stelle eines noch einheitlichen Doppelzahnes erster Dentition zwei vollkommen getrennte Zähne zweiter Dentition sich anlegen. Je nach der Stärke des Kieferwachstums zwischen beiden Zahnanlagen werden dieselben später näher oder weiter voneinander liegen, und so können wir uns jetzt das Vorkommen derartiger „accessorischer“ Zähne leichtlich erklären. Kurz wiederholt: die Entstehung der so häufigen überzähligen Backzähne bei Pinnipediern beruht in erster Linie auf stärkerem Kieferwachstum, Doppelbildung der ursprünglich einheitlichen Zahnanlage erster Dentition und getrennter Anlage zweier Ersatzzahnanlagen für den entstandenen Doppelzahn.

Bereits in einer früheren Arbeit<sup>1)</sup> hatte ich mich gegen die von BATESON<sup>2)</sup> aufgestellte Ansicht gewandt, daß im Falle numerischer Variation eine Homologisierung überhaupt nicht mehr möglich wäre. Ich schrieb damals: „Ich glaube daher, daß wir, anstatt uns mit BATESON's Annahme zu beruhigen, daß die Entstehung neuer multipler Teile auf der noch unbekannten Gesetzen folgenden Variabilität beruht, besser daran thun, diese Variabilität zu studieren und die Wege ihrer Entstehung aufzudecken. Als dann werden wir in der Lage sein, die von BATESON so entschieden negierte Homologisierung auf einwandsfreier Basis durchzuführen.“ Hatte ich damals nur die vergleichende Anatomie, so habe ich jetzt auch die Entwicklungsgeschichte herangezogen, und ich hoffe durch meine Ausführungen gezeigt zu haben, welcher Wert der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung zur Lösung der Frage nach der Homologie der Zähne zukommt.

Jena, 5. Juli 1893.

---

1) l. c. Denkschriften der Jen. Ges., Bd. III, 1893, p. 446.

2) BATESON, l. c.

## Tafelerklärung.

### Tafel III und IV.

Tafel III. Querschnitte durch die Zahnanlagen eines Embryos von 12 cm Länge von *Trichechus Rosmarus*. Sämtliche Abbildungen sind angefertigt mit Cam. lucida. Zeiß Obj. A, Oc. 2, und auf  $\frac{2}{3}$  verkleinert.

Fig. 1. Querschnitt durch den vordersten Teil der Zahnleiste im Oberkiefer. *l* = Anlage der Lippenfureche, *s* = Zahnleiste.

Fig. 2. Ecksahnanlage erster und zweiter Dentition des Oberkiefers.

*me* = Mundhöhlenepithel,

*sl* = Zahnleiste,

*sp. es*<sub>1</sub> = Zahnpapille der Ecksahnanlage erster Dentition,

*es*<sub>2</sub> = Schmelzorgan der Ecksahnanlage zweiter Dentition,

*schp* = Schmelzpulpa,

*isch* = Inneres Schmelzepithel,

*d* = Dentin,

*o* = Odontoblastenschicht.

Fig. 3. Anlagen des vierten Oberkieferbackzahns.

*fsl* = freies Zahnleitenende,

*sa* = Zahnanlage.

Fig. 4. Zahnleistenquerschnitt zwischen viertem und fünftem Backzahn des Oberkiefers.

Fig. 5. Anlage des fünften Backzahnes des Oberkiefers.

Fig. 6. Anlage des ersten Schneidezahnes des Unterkiefers.

*rvs* = Rudiment einer vorausgegangenen Zahnanlage.

Fig. 7. Ecksahnanlage des Unterkiefers.

Fig. 8. Anlage des dritten Backzahnes im Unterkiefer.

Tafel IV. Querschnitte durch die Zahnanlagen dreier Embryonalstadien von *Phoca groenlandica*.

Fig. 9 u. 10. Vom Stadium I.

Fig. 11—14. Vom Stadium II.

Fig. 15—20. Vom Stadium III.

Gezeichnet mit Cam. luc. Zeiß Obj. A, Oc. 2. Auf  $\frac{2}{3}$  verkleinert.

Fig 12 gezeichnet mit Obj. D, Oc. 2, auf  $\frac{2}{3}$  verkleinert.

Fig. 9. Eckzahnanlage des Unterkiefers vom Stadium I.

Fig. 10. Vierter Backzahn des Unterkiefers vom Stadium I.

Fig. 11. Eckzahnanlage des Unterkiefers, Stadium II.

Fig. 12. Stück aus der Eckzahnanlage des Unterkiefers. Obj. D,  
Oc. 2.

*sp* = Zahnpapille,

*o* = Odontoblastenschicht,

*d* = Dentin,

*sch* = Schmelz,

*isch* = inneres Schmelzepithel,

*äusch* = Reste des Stratum intermedium und des äußeren  
Schmelzepithels,

*b* = Bindegewebe.

Fig. 13. Zweiter Backzahn des Unterkiefers, Stad. II.

Fig. 14. Fünfter Backzahn des Unterkiefers, Stad. II.

Fig. 15. Ersatzzahnanlage zum ersten Schneidezahn. Unterkiefer  
des Stad. III.

Fig. 16. Ersatzzahn zum Eckzahn des Unterkiefers, mit freiem  
Zahnleitenende (*fsl.*). Stad. III.

Fig. 17. Netzförmig aufgelöste Zahnleiste zwischen Eckzahn und  
erstem Prämolare. Unterkiefer des Stad. III.

Fig. 18. Erster Backzahn des Unterkiefers des Stad. III.

Fig. 19. Vierter Backzahn des Unterkiefers des Stad. III.

Fig. 20. Querschnitt aus dem hinteren Teile des fünften Back-  
zahnes vom Unterkiefer des Stad. III.

# Der Rüsselapparat der Prosobranchier.

Von

Dr. phil. Ad. Oswald.

Aus dem zoologisch-vergleichend-anatomischen Laboratorium  
beider Hochschulen in Zürich.

Mit Tafel V und VI und 11 Abbildungen im Text.

---

Vorliegende Arbeit wurde im Sommer 1892 im Zoologischen Laboratorium zu Roscoff (Bretagne) begonnen, dessen Zutritt mir Prof. DE LACAZE-DUTHIERS, Direktor desselben, auf lebenswürdigste Weise gestattete, wofür ich hier meinen besten Dank ausspreche, und im folgenden Winter, in Prof. LANG's Laboratorium, in Zürich, zu Ende gebracht.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. ARNOLD LANG, sowie Herrn Privatdozenten Dr. KARL FIEDLER spreche ich meinen besten Dank aus für ihre rege Teilnahme an meiner Arbeit und für die Ratschläge mit denen sie mich unterstützten.

---

Wenn auch der Bau und der Mechanismus des Rüsselapparates der Prosobranchier in gröberen Zügen schon längst bekannt waren, so blieben doch noch viele einzelne Punkte im Dunklen und ungenügend erforscht. Durch Herrn Prof. LANG wurde ich veranlaßt, darüber genauere Untersuchungen anzustellen. Im Laufe der Untersuchungen stieß ich auf einige unvollständige Beobachtungen über den Pharynx, welche ich zu ergänzen im Stande war. Derselbe wurde deshalb auch in Betrachtung gezogen.

Die Untersuchungen erstrecken sich sowohl auf lebende, als auch auf teilweise von mir in angegebener Weise konservierte und teilweise aus Neapel erhaltene Exemplare.

Untersucht wurden:

1) lebend: *Nassa reticulata* LAM., *Buccinum undatum* L., *Murex erinaceus* L., *Purpura lapillus* LAM.;

84. XXVIII. N. F. XXI.

2) konserviert: I. Stenoglossa. 1. Muricidae: *Murex trunculus*, *M. erinaceus* LAM., *M. brandaris* L. — 2. Buccinidae: *Buccinum undatum* L., *Nassa reticulata* LAM., *N. mutabilis*, *N. incrassata*. — 3. Purpuridae: *Purpura lapillus* LAM. — 4. Fasciolaridae: *Fasciolaria lignaria*.

II. Taenioglossa proboscifera siphonostomata. 1. Tritoniidae: *Tritonium parthenopaeum*, *T. cutaceum*. — 2. Columbelloididae: *Columbella rustica* LAM. — Cassidiidae: *Cassidaria echinophora* LAM.

### Technik.

Ein kurzer Überblick über die Art und Weise, wie es mir gelungen ist, den Rüssel in allen möglichen Stadien der Aus- und Einstülpung zu fixieren, wird nicht überflüssig sein, um so mehr, als es ohne spezielles Verfahren nicht immer leicht ist, im Laboratorium einen Rüssel überhaupt zu Gesicht zu bekommen, und mir keine bekannte Methode befriedigende Resultate lieferte.

Die üblichen Betäubungsmittel waren erfolglos; die Tiere starben mit wohl ausgestreckten Tentakeln, Fuß und Siphon, immer aber mit eingezogenem Rüssel. Bei *Nassa* konnte ich ein besonderes Verfahren anwenden. Die *Nassa* haben nämlich ein außerordentliches „Riechvermögen“, mit Hilfe dessen sie auf große Entfernung ihre Beute wahrnehmen. Ob es thatsächlich Riech- oder vielleicht Geschmacksvermögen ist, wurde, so viel ich weiß, bis jetzt noch nicht ermittelt. Den Tentakeln scheint es nicht eigen zu sein, denn Tiere mit abgeschnittenen Tentakeln „rochen“ noch ihre Beute auf Entfernung. Das Osphradium mag vielleicht der Träger dieses Sinnes sein. — Auf Grund dieses ihnen eigenen Vermögens werden, wie beiläufig noch erwähnt sei, die *Nassa* auch gefangen. Kurze Zeit nachdem man tote Fische oder Krabben in die kleinen Wasserbecken ausgestreut hat, die bei der Ebbe am sandigen Meeresstrande zurückbleiben, erscheinen sie zahlreich, durch den Geruch, resp. den Geschmack angezogen, an der Oberfläche des Sandes, in dem sie verkrochen leben. — Nachdem nun solche *Nassa* lange Zeit gehungert hatten, hielt ich ihnen, unter möglichst wenig Wasser, auf die Entfernung der Rüssellänge eine Beute zu (Fischmuskel oder ab-

gestorbene Mollusken); zugleich wurde das Gehäuse festgehalten, so daß die Tiere, um die Beute zu erfassen, den Rüssel ausstrecken mußten. Dann wurde eine rasch fixierende Flüssigkeit (heißer konz. Sublimat + Essigsäure + einige Tropfen Osmiumsäure) zugesetzt. Der Rüssel blieb jedoch nie vollständig ausgestreckt.

Eine außerordentlich einfache und äußerst befriedigende und auch allgemein anwendbare Methode ist folgende. Man entfernt das Gehäuse, indem man es mit Hilfe eines Schraubstockes zertrümmert, ohne das Tier zu verletzen, und reizt dasselbe stärker oder schwächer, je nach der Gattung der Tiere, mit beiden Branchen einer Pincette, seitlich vom Nacken, als ob man es an dieser Stelle mit der Pincette fassen wollte. Die Tiere strecken sogleich den Rüssel aus, und desto weiter, je mehr man sie reizt. Sie werden dann sofort in 70 % Alkohol oder 5 % Sublimatlösung gebracht, je nachdem man das Präparat zu sezieren oder in Schnitte zu zerlegen beabsichtigt. Auf diese Weise ist es leicht, den Rüssel auf jeder Stufe der Aus- und Einstülpung zu fixieren.

Zum Zwecke der Konservierung wurden in Anwendung gebracht: 5 % Sublimat, FLEMMING's Chrom-Osmium-Essigsäure, 0,3—0,5 % Chromsäure, 1 % Osmiumsäure.

Als Färbemittel dienten: 1) zur Durchfärbung ganzer Objekte a) GRENACHER's alkoholisches Boraxkarmin (bis über 14 Tage lang), nach Sublimatfixierung; besonders befriedigend für Muskeln; b) PAUL MAYER's Hämateinalaun (5—14 Tage lang), nach Fixierung in Sublimat und in FLEMMING's Flüssigkeit; c) wässriges Pikrokarmin und Pikrolithiumkarmin; beides vortreffliche Farbstoffe, besonders für Muskelfaserstruktur, nach Chromsäurefixierung; d) endlich einfache Einwirkung von Osmiumsäure, in welcher die Objekte 12—24 Stunden liegen blieben. Diese Methode ist ausgezeichnet für die histologische Struktur der Muskelfasern.

2) Zur Färbung schon in Schnitte zerlegter Objekte dienten Doppeltinktionen von Hämateinalaun und Eosin.

Die meisten Schnitte wurden, nach Aufklärung in Xylol, in Kanadabalsam aufbewahrt, andere in Glycerin, da die Aufhellung in Balsam für die feinere Struktur gewisser Muskeln bekanntlich eine zu große ist. Um trotz der Radula, welche, wie alle Gebilde aus Chitin oder Conchyolin, die Schnitte leicht zerreißt und selbst in Stücke zerfällt, vollständige Bilder zu erhalten,



wurden die Objekte ganz allmählich aus Xylol, nach langsamem Zusatz von Paraffin in das Xylol, zuerst in der Kälte, dann in der Wärme bis zur Sättigung in reines Paraffin übertragen und 2—4 mal 24 Stunden darin gelassen. Auf Schnitten von einer Dicke von 10—12  $\mu$  erwies sich dann die Radula intakt.

Von nicht geringem Nutzen waren auch große, etwa 1 mm dicke Übersichtsschnitte, für Lupenuntersuchung, ganzer (14 Tage in GRENACHER's Boraxkarmin) durchgefärbter und in Photoxylin eingebetteter Exemplare von Buccinum undatum (s. Fig. II u. III).

Die Zeichnungen mikroskopischer Präparate sind sämtliche mit Hilfe des Abbe'schen Zeichenapparates angefertigt.

MACDONALD (1), 1860, theilt die Mundbildungen der Prosobranchier in drei Gruppen ein:

1) kontraktile, nicht retraktile Schnauze (Aspidobranchier, die meisten Tanioglossen, namentlich alle Pflanzenfresser);

2) rüsselähnliche Schnauze (Capulidae, Strombidae, Chenopidae, Calyptraeidae), oder von der Spitze einziehbarer Rüssel (d. h. mit einer einzigen Falte, Cypraeidae, Lamellaridae, Naticidae);

3) an der Basis einziehbarer Rüssel (Tritoniidae, Doliidae, Cassidiidae, Rhachiglossa und einige Taenioglossa).

Die erste Gruppe bietet nichts Besonderes. Die Mundöffnung ist an der Spitze einer einfachen Schnauze, welche durch Blutzudrang anschwellen kann.

Die zweite Gruppe ist durch einen Rüssel charakterisiert, welcher sich vollständig umstülpt, so daß der Rüssel im eingezogenen Zustande ein gerades Rohr darstellt, welches sich vorn zwischen den Tentakeln öffnet, hinten in die Buccalmasse übergeht; die Mundöffnung befindet sich dabei am hinteren Ende des Rüsselschlauches, die Spitze des Rüssels sieht nach hinten.

Diese Gruppe bildet den Übergang von der ersten zur dritten, d. h. von der eigentlichen Schnauze zum eigentlichen Rüssel. Die dritte Gruppe umfaßt nämlich diejenigen Prosobranchier, welche einen Rüssel besitzen, der sich nie vollständig einstülpt; in allen Graden der Einstülpung vielmehr bleibt die Spitze des Rüssels immer nach vorn gerichtet. Seine Basis bildet im zurückgezogenen Zustande die Rüsselscheide, in welche der nicht umgestülpte Teil des Rüssels mit der Mundöffnung nach vorn zu liegen kommt; letzterer ist der eigentliche Rüssel.

TROSCHEL (2), 1866, teilt die Mundbildungen der Tanioglossen in dieselben drei Gruppen ein. In seinem allgemeinen Teile über Mollusken unterscheidet er: einfache Mundöffnung, Schnauze und Rüssel.

BRONN (3), 1866, unterscheidet im allgemeinen unter den Mollusken: 1) Os simplex; 2) Rostrum, vorspringende, kontraktile, nicht retraktile Schnauze; 3) Proboscis, durch besondere Muskeln zurückziehbarer Rüssel. Der Autor vergleicht den Rüssel der Prosobranchier mit demjenigen der Anneliden, weist aber darauf hin, daß bei den Prosobranchiern der Rüssel nicht ein ausstülpbarer Darmteil, sondern ein zurückziehbarer Körperteil ist, und darin liegt ein wesentlicher Unterschied vom gleichnamigen Organ der Anneliden. Nach BRONN stülpt sich der Rüssel in der Regel von der Basis ein; die Gattung *Natica* mache eine Ausnahme, indem bei derselben der Rüssel sich von der Spitze einstülpt. Diese letztere Auffassung ist aber unrichtig, da es eine ganze Anzahl Prosobranchier giebt mit von der Spitze einstülpbarem Rüssel. Somit ist BRONN's Einteilung eine unvollständige. Der Autor weist dann darauf hin, daß die rüsseltragenden Prosobranchier Fleischfresser, die schnauzentragenden Pflanzenfresser seien.

RAY-LANKESTER (4), 1883, teilt die Gastropoden in schnauzentragende (rostriferous) und in rüsseltragende (probosciferous) ein. Bei den letzteren unterscheidet er wieder zwei Gruppen: 1) solche, deren Rüssel sich von der Spitze einstülpt; in diesem Falle nennt er den Rüssel akrembolisch (von der Spitze einstülpbar), resp. pleurekbolisch (von der Basis ausstülpbar), da ja der von der Spitze einstülpbare Rüssel von der Basis ausstülpbar ist; — 2) solche, deren Rüssel sich von der Basis einstülpt, resp. sich von der Spitze ausstülpt (pleurembolischer oder akrekbolischer Rüssel). Die Einteilung ist dieselbe wie diejenige von MACDONALD.

BOUVIER (5), 1887, wiederholt ebenso die Einteilung MACDONALD's in drei Gruppen und weist darauf hin, daß die Veränderungen bedeutend und unregelmäßig sind, und daß der Grad der Ausbildung des Rüssels besonders von der Lebensweise der Tiere abhängig ist. Er zeigt dann, daß der Rüssel sich aus der einfachen Schnauze entwickelt hat. Ist eine Schnauze vorhanden, so kann dieselbe durch Kontraktion zusammengezogen werden, es kommt aber keine Retraktion zu stande. Wird die Schnauze zu einem nicht zu langen Rüssel, so ist derselbe zurückziehbar,

und zwar stülpt er sich von der Spitze und vollständig ein. Wird endlich der Rüssel sehr lang, so stülpt er sich von der Basis, und nicht vollständig, ein. Dies geht aus mechanischen Gründen hervor. Ein nicht zu langer Rüssel kann vollständig in die Leibeshöhle umgestülpt werden, ein langer Rüssel besitzt aber eine Länge, welche diejenige der vorderen Leibeshöhle übertrifft, so daß er sich in dieselbe nicht vollständig zurückziehen kann, er stülpt sich deshalb nur an der Basis um, und der nicht umgestülpte Teil kommt in den umgestülpten zu liegen. Ein langer Rüssel kann nur vollständig umgekrämpelt werden, wenn er einen kleinen Durchmesser hat, und wenn die vordere Leibeshöhle sehr lang ist; dies ist der Fall bei den Solaridae, Scalariidae und Pyramidellidae.

BOUVIER beschreibt dann noch den Rüssel der Terebridae, welcher eine eigentümliche Abänderung des gewöhnlichen Typus darstellt. Die Beschreibung ist aber unklar; nach derselben, ebenso wie nach einer dazu gehörigen Zeichnung, wäre die Rüsselscheide mit dem vorderen Teile des Darmtractus, und mit dem Rüssel nicht in Verbindung. Dieses Verhalten hätte aber eine offene Kommunikation der Leibeshöhle mit der Außenwelt zur Folge, was ebenso auffällig wie unwahrscheinlich ist.

A. LANG (6), 1892, unterscheidet in seinem Lehrbuch der Vergleichenden Anatomie auch: 1) einfach kontraktile Schnauze; 2) retraktile oder rüsselförmige Schnauze (d. h. von der Spitze einziehbarer Rüssel); 3) Rüssel (d. h. von der Basis einziehbarer Rüssel).

Bei Betrachtung der eben erwähnten Meinungen der verschiedenen Autoren ergibt sich, daß wir die Mundgebilde der Prosobranchier in die drei folgenden Gruppen einteilen können:

1) kontraktile, aber nicht retraktile Schnauze: Rostrum (Diotocardier, Rostrifera zum größten Teil);

2) von der Basis zurückziehbarer Rüssel: akrembolischer Rüssel (Semiproboscifera, Proboscifera holostomata, Capulidae, Strombidae, Chenopidae, Calyptraeidae, Cypraeidae);

3) von der Basis zurückziehbarer Rüssel: pleurembolischer Rüssel (Proboscifera siphonostomata und fast alle Stenoglossa).

In dieser Abhandlung soll diese letzte Rüsselart — der pleurembolische Rüssel — beschrieben werden.

ARISTOTELES (7) war es schon bekannt, daß einige Schnecken (*Buccinum* und *Purpura*) einen Rüssel besitzen, mit Hilfe dessen sie die Schalen anderer Mollusken durchbohren. PLINIUS (8) erwähnt diese Angaben des ARISTOTELES. LISTER (9), 1694, spricht in unvollkommener Weise vom Rüssel von *Buccinum undatum*. MÜLLER (10) in seiner Abhandlung über *Tritonium undatum* (= *Bucc. undat.*) sagt nichts über den Rüssel. Ebenso sind auch die Angaben verschiedener anderer Autoren<sup>1)</sup>, wie FABIVS COLUMNA (11), RÉAUMUR (12), ADANSON (13) und PLANCVS (14), wie CUVIER bemerkt, sehr unvollkommen.

CUVIER (15), 1817, war der erste, welcher genaue Untersuchungen über den Prosobranchierrüssel anstellte, und zwar an *Buccinum undatum*. Seine Beobachtungen sind bis heute noch die vollkommensten, welche wir über dieses Objekt besitzen. Der Rüssel sei nicht bloß im Stande, sich zu verlängern und zu verkürzen, sondern er könne vermittelst Einstülpung in das Innere des Körpers eintreten und sich vollständig darin verbergen. Er bestehe aus „einem in sich selbst gestülpten Cylinder oder, besser gesagt, aus zwei sich umgebenden Cylindern, deren hintere Ränder vereinigt sind, und zwar so, daß, wenn der innere Cylinder herausgezogen wird, man ihn auf Kosten des äußeren verlängert, und wenn er wieder zurückgezogen wird, man ihn verkürzt und den äußeren nach innen verlängert, da dieser äußere Cylinder an den Kopfwandungen durch seinen unteren Rand festsetzt“. Zahlreiche Muskeln setzen sich einerseits an die Körperwand, andererseits an die inneren Wandungen des inneren Rüsselcylinders an; dieselben dienen dazu, den Rüssel nach innen zu ziehen. Ist der Rüssel verlängert, so dienen diese Rückziehmuskeln, indem sie sich nicht alle auf einmal kontrahieren, dazu, den Rüssel nach der einen oder nach der anderen Seite zu beugen, indem sie hierzu gegenseitig als Antagonisten wirken.

Diese kurzen Beobachtungen CUVIER's sind unvollständig und lassen noch vieles, wie aus Späterem hervorgehen wird, sowohl in morphologischer als in anatomischer Hinsicht im Dunkeln.

Nach CUVIER wurde *Bucc. undat.* auch der Gegenstand der Untersuchungen von LEBERT (16), 1846. Derselbe bringt aber

---

1) Ich führe diese Litteratur aus CUVIER's *Mémoires sur les Mollusques* an.

nichts Neues, was den Bau und den Mechanismus des Rüssels betrifft, sondern bestätigt nur CUVIER's oben besprochene Angaben, die er übersetzt. Seine Hauptuntersuchungen betreffen den Pharynx.

TROSCHEL (l. c. Bd. I, p. 12) übersetzt dieselbe Stelle CUVIER's und fügt auch nichts Neues hinzu.

BOUVIER (5) schildert in kurzen Zügen den Rüssel von *Buccinum*, aber gleichfalls ohne genauere Beobachtungen anzustellen.

Nach den Angaben dieser Autoren hat A. LANG (6) ein Schema des pleurembolischen Rüssels konstruiert.

Von den von mir untersuchten Tieren haben *Buccinum* und die ihm sehr nahe verwandte Gattung *Nassa* den relativ größten Rüssel, welcher zugleich auch am deutlichsten alle Verhältnisse zeigt. Sie wurden deshalb als Typen gewählt und die meisten Untersuchungen an ihnen angestellt. Auch kann der Rüssel von *Buccinum undatum* oder derjenige von *Nassa* im allgemeinen als Typus des pleurembolischen Rüssels gelten.

Im ausgestreckten Zustande zeigt der Rüssel, von außen gesehen, die Gestalt eines langgestreckten Cylinders, dessen Durchmesser aber sich nach vorn etwas verjüngt. An der Oberfläche ist eine deutliche Ringelung wahrzunehmen, welche von circulären Muskelfasern herrührt. Diese Ringelung ist um so undeutlicher, je länger der Rüssel ausgestreckt ist. Die Länge des völlig ausgestreckten Rüssels ist bedeutend und beträgt etwa die Länge des ausgedehnten Fußes; sie kann aber bisweilen eine außerordentliche sein, so z. B. bei *Nassa* bis 4 cm, bei einer Länge des ausgestreckten Fußes oder der Achse des Gehäuses von 3 cm. Fig. I<sup>1)</sup> veranschaulicht dieses Verhalten.

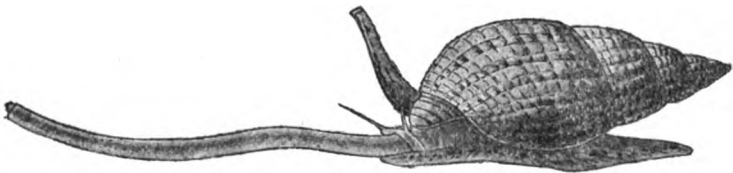


Fig. I. *Nassa reticulata*.  $\times 1\frac{1}{2}$ . —. Nach dem lebenden Tier gezeichnet. Rüssel und Siphon ausgestreckt.

1) In Folgendem sind die Figuren des Textes mit römischen, diejenigen der Tafeln mit arabischen Ziffern bezeichnet.

Das Integument zeigt im allgemeinen eine rötliche, schleimhautartige Farbe, besitzt aber dieselben Charaktere wie die äußere Haut des übrigen Körpers, ist z. B. auch pigmentführend, was besonders deutlich bei der stark pigmentierten Gattung *Tritonium* hervortritt. Die Ausstreckung des Rüssels findet nur zum Zwecke der Nahrungsaufnahme statt und dient dazu, die Mundorgane in die Tiefe der Beute zu führen. Die rüsseltragenden Prosobranchier sind nämlich fleischfressend und bohren als solche meist Muscheln oder Krebse an, also Beuten, bei denen sie in die Tiefe dringen müssen, wozu ein Rüssel erforderlich ist. Die herbivoren Prosobranchier, welche Pflanzen benagen, tragen keinen Rüssel, da derselbe überflüssig wäre.

Diesen Unterschied zwischen zoophagen und phytophagen Prosobranchiern hat schon ADANSON angeführt, und LAMARCK legt hierauf in seiner „Histoire naturelle des animaux sans vertèbres“ einen gewissen Wert. Wie es scheint, soll aber die Meinung, daß die rüsseltragenden Prosobranchier zoophag, die anderen phytophag seien, wie TROSCHEL hervorhebt, nicht durchgreifend sein, da, nach der Angabe dieses Autors, der Magen der mit einem besonders langen Rüssel versehenen *Dolium Galea* Algen enthält.

Der Rüssel besitzt eine große Beweglichkeit und dient auch zum Herumtasten beim Aufsuchen einer Beute.

Wird er eingezogen, so schließt sich die Körperwand darüber in Form einer senkrechten Spalte.

Der gesamte Rüsselapparat besteht wesentlich aus einer doppelten Einstülpung der Kopfhaut (Fig. 1, Taf. I): eine erste Einstülpung, von vorn nach hinten, in die Leibeshöhle (Kopfhöhle) hinein, bildet die Rüsselscheide. Am hinteren Ende dieser Scheide biegt das Integument wieder nach vorn um und verläuft innerhalb der Rüsselscheide und derselben parallel, bis fast wieder auf die Höhe der vorderen Umbiegungsstelle; auf dieser Strecke ist die Haut zur Rüsselwand geworden. Die Scheide geht vorn in die Körperhaut, hinten in die Rüsselwand über, die Rüsselwand wird hinten zur Scheide, und vorn zur Haut der Mundhöhle und des Pharynx. Die Leibeshöhle erstreckt sich zwischen der Rüsselscheide und der äußeren Körperhaut bis an das vordere Kopfende, so daß der Rüssel samt der Scheide in sie zu liegen kommt; ebenso ist der Hohlraum, in welchem die innerhalb des Rüssels gelegenen Organe sich befinden, in offener Verbindung mit der Leibeshöhle, von der er nur der vorderste Abschnitt ist. Der Rüsselapparat besteht also im wesentlichen aus

zwei ineinander liegenden und an den hinteren Enden kontinuierlich ineinander übergehenden Schläuchen, der äußere ist die Rüsselscheide (*rs*), der innere die Rüsselwand, d. h. der Rüssel (*r*) selbst.

Zwischen dem Rüssel und der Rüsselscheide liegt ein Hohlraum, der allerdings auf ein Minimum reduziert ist, und welcher nach vorn mit der Außenwelt in Verbindung steht. Dieser Hohlraum wird Rhynchodaeum genannt (s. Figg. X und XI *D*, p. 153 u. 154). Die vordere Oeffnung desselben bezeichnet TROSCHEL als „vordere Körperöffnung“; sie wird bisweilen, ebenso unpassend und sogar fälschlicherweise, „Mundöffnung“ genannt. Solche Bezeichnungen können nur Verwirrungen hervorrufen. Ich schlage deshalb folgende Nomenklatur vor, durch welche jede Unklarheit vermieden wird. Die vordere Oeffnung des Rhynchodaeums sei als Rhynchostom (Fig. 1 *rst*) bezeichnet; die Oeffnung, welche an der Spitze des Rüssels in die Mundhöhle führt, als Pharyngostom, schließlich als Gastrostom die eigentliche Mundöffnung, d. h. die Stelle, wo im Oesophagus das Ektoderm in das Entoderm übergeht, und welche wir später genau bestimmen werden.

So gestalten sich die Verhältnisse im Ruhezustand, d. h. im eingestülpten Zustande.

Die Ausstülpung besteht darin, daß der Rüssel nach vorn verschoben wird und, indem er das Rhynchostom passiert, nach außen hervortritt. Zugleich krämpelt sich am hinteren Ende die Rüsselscheide gegen den Rüssel um und wird auf diese Weise zur Rüsselwand. Ein bedeutender Teil der Rüsselscheide wird bei der Ausstülpung zur Rüsselwand, jedoch nicht die ganze, was dann zur Folge hätte, daß die Kopfhaut ohne Einstülpung in gerader Linie in die Rüsselwand überginge. Diese vollständige Ausstülpung der Rüsselscheide wird durch Muskelfasern verhindert, welche von der Körperwand zu der Scheide ziehen. Ebenso wird der Rüssel nie so eingestülpt, daß die Mundöffnung, welche beim ausgestreckten Rüssel an der Spitze desselben liegt, an den Grund der Rüsselscheide zu liegen kommt. Diese vollständige Umstülpung wird auch durch Muskelbänder verhindert, welche den Oesophagus mit der nicht umstülpbaren Rüsselwand verbinden.

Es giebt also am ganzen Rüsselapparat 3 verschiedene Abschnitte:

1) ein Teil, der bei der Aus- und Einstülpung nach außen

resp. innen einfach verschoben wird, der dauernde Rüssel (siehe Figg. X und XI *cf.* p. 153 u. 154);

2) ein Teil, der an der Aus- und Einstülpung nicht teilnimmt, die eigentliche oder dauernde Rüsselscheide (*cd*);

3) ein Teil, der sich bei der Aus- und Einstülpung umkräpelt, in der Weise, daß er bei der Ausstülpung zur Wand der Rüsselbasis, bei der Einstülpung zum hinteren Teil der Rüsselscheide wird. Dieser letzte Teil liegt zwischen den beiden anderen (*de*).

Den Rüssel mitsamt seiner Scheide haben wir uns, wie schon bekannt, als eine außerordentlich verlängerte Schnauze vorzustellen, die an ihrer Basis in dauernder Weise in sich selbst eingestülpt ist.

Der Rüssel liegt dorsalwärts über dem Fuße und dem Ursprung des Spindelmuskels, unmittelbar unter der Nackenhaut, wie auf Fig. II, welche einen medianen Sagittalschnitt durch

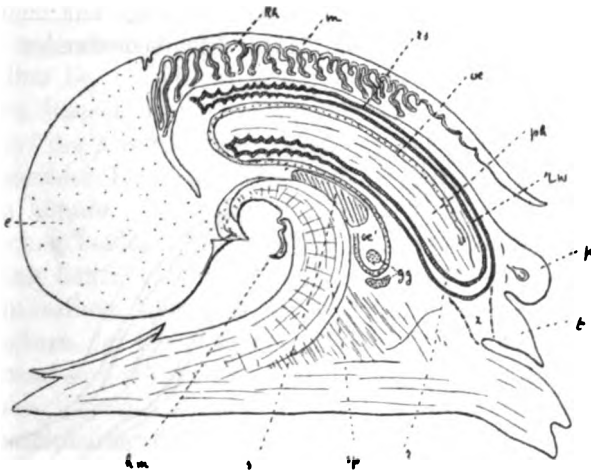


Fig. II. *Buccinum undatum*. Medianer Sagittalschnitt.  $\times 2$  —. Rüssel eingezogen. *e* Eingeweidesack; *gg* oberes und unteres Schlundganglion; *am* unterer, hinterer Mantelrand; *kh* Kiemenhöhle; *m* Mantel mit daran hängender Kieme; *oe* Oesophagus; *p* Penis; *ph* Pharynx; *r* Rhynchodaeum; *rs* Rüsselscheide; *rw* Rüsselwand; *s* Speicheldrüse; *sp* Spindelmuskel; *t* Tentakel; *x* Stelle des Rhynchostoms. Bei *oe* tritt der Oesophagus aus der Ebene des Bildes. — Die Fig. ist nach zwei in verschiedenen Richtungen angelegten Schnitten zusammengestellt.

*Buccinum undatum* darstellt, zu sehen ist. Im eingezogenen Zustande reicht seine Spitze nicht bis ganz an das vordere Körperende, welches sich vor ihm schließt. Dieser Verschuß



erfolgt durch die Wirkung der Körpermuscularis, die an dieser Stelle eine Art Sphincter darstellt. Nach hinten reicht der Rüssel mitsamt der Scheide bis an den Grund der Kiemenhöhle *kh*. Zum Zwecke der Raumersparnis, oder besser gesagt, der größten Ausnutzung des Raumes, ist er bogenförmig gekrümmt und zwar dorso-ventral- und lateralwärts. Die eine Konvexität schaut *nach* oben, die andere nach rechts, so daß das hintere Ende auf die linke und untere Körperseite verschoben ist. (Fig. II ist aus zwei in verschiedenen und entsprechenden Richtungen gemachten Schnitten zusammengestellt, da es auf einer Ebene nicht möglich gewesen wäre, die Lage des gesamten Rüssels zu demonstrieren.) Wie auf Fig. II ebenfalls zu sehen ist, geht die Rüsselscheide unmittelbar in die Rüsselwand über, und beide bieten am Grunde des Rhynchodaeums zahlreiche Falten. Durch diese Faltenbildung, die durch die Zusammenziehung der Längsmuskulatur hervorgerufen wird, wird die Länge des Rüssels im eingezogenen Zustande vermindert.

Die Lage des ausgestreckten Rüssels zeigt uns ebenfalls ein medianer Sagittalschnitt (Fig. III). Ein bedeutender Teil der

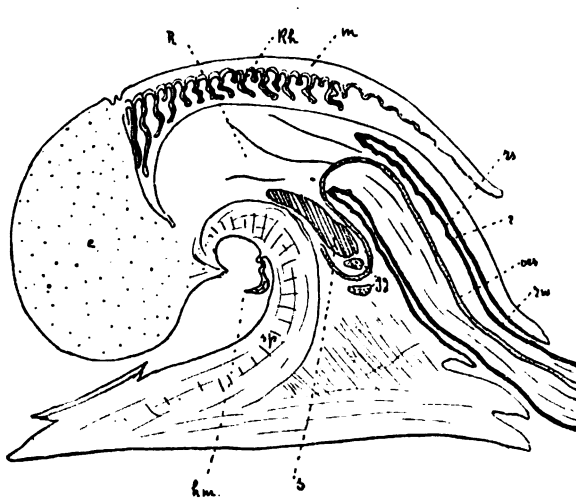


Fig. III. *Buccinum undatum*. Med. Sagittalschnitt.  $\times 2$  —. Rüssel ausgestreckt. Der Vorderteil desselben abgeschnitten. Bezeichnungen wie in Fig. II. *R* Retraktoren des Rüssels.

Rüsselscheide ist zur Rüsselwand geworden, und folglich ist die Grenze zwischen Rüssel und Scheide viel weiter vorn, das Rhynchodaeum also kürzer. Der Rüssel ist durch das Rhynchostom

hervorgetreten. Bei der Betrachtung der Figg. II und III fällt die Vorwölbung des vorderen Kopftheiles bei ausgestrecktem Rüssel auf. Hinter dem hinteren Ende des eingezogenen Rüssels dringt das Nackenintegument tief abwärts gegen den Fuß und bildet eine Einschnürung, welche die Kopfhöhle von der eigentlichen Leibeshöhle fast vollständig trennt. Auf dieses Verhalten werden wir bei dem Mechanismus der Aus- und Einstülpung zurückkommen.

Der Rüssel ist in seiner ganzen Länge vom Oesophagus durchzogen, welcher dorsalwärts gelagert ist (s. Figg. II, III, 2) und demselben in seinen Exkursionen folgt. Am hinteren Rüsselende biegt er nach unten um und tritt wieder nach vorn, verläuft eine Strecke weit dicht an der unteren Fläche der Rüsselscheide, passiert den Schlundring, welcher weit vor dem hinteren Ende des Rüssels liegt, und biegt dann sofort wieder nach hinten, um durch die enge Passage zwischen dem Grund der Kiemenhöhle und dem Spindelmuskel in den Eingeweidesack zu gelangen. Dieser Bogen des Oesophagus nach vorn wird durch den Schlundring hervorgerufen, welcher seine ursprüngliche Lage beibehalten hat, die ihm bei rüssellosen Prosobranchiern zukommt. Bei ausgezogenem Rüssel macht der Oesophagus auch einen doppelten Bogen, und die Ausstülpung geht nie so weit, daß der Oesophagus sich in gerader Linie aus dem Eingeweidesack in den Rüssel fortsetzen könnte.

Zwischen beiden Schlingen des Oesophagus und hinter dem Schlundring liegen die Speicheldrüsen. Dem Oesophagus folgen seitlich in seinem ganzen Verlaufe im Rüssel die beiden Ausführungsgänge der Speicheldrüsen *spg* (Fig. 2). Ferner verlaufen noch Nerven an der Innenseite der Rüsselwand, und in der Achse des Rüssels liegt die Aorta proboscidalis (cephalica). Im nicht umstülpbaren Teile des Rüssels liegt der Pharynx, dessen Muskulatur den ganzen Raum ausfüllt.

Einen Überblick auf die Lage der verschiedenen Organe, welche sich im Rüssel befinden, giebt uns die Fig. 3, welche einen Querschnitt des Rüssels von *Nassa reticulata* ungefähr in dessen Mitte darstellt (s. Figurenerklärung).

Die verschiedenen Organe sollen in folgendem, einzeln beschrieben werden.

### Rüsselwand und Rüsselscheide.

Die Wand des Rüssels zeigt nach außen eine Schicht von circulären, nach innen eine Schicht von longitudinalen Muskelfasern. Wird der Rüssel der Länge nach dorsalwärts aufgeschnitten, so erhält man ein Bild, wie es Fig. 2 darstellt. Am vorderen Ende ist die Sonderung der verschiedenen Längsmuskeln undeutlich, so daß sich die Längsmuskulatur nur durch feine, kaum wahrnehmbare Streifung kundgibt und die Wand eine glatte Oberfläche darbietet. Die in dieser Gegend auf Fig. 2 gezeichneten Fasern sind zerschnittene Radiärmuskeln, von welchen später die Rede sein wird. Je mehr man der Basis des Rüssels sich nähert, um so deutlicher ist die Sonderung in diskrete Längsmuskeln zu konstatieren, und an der Basis selbst schwillt jede Muskelfaser fast plötzlich zu einem dicken Muskelbauche an, welcher sich, schräg nach hinten und außen verlaufend, an der seitlichen Leibeswand ansetzt. Diese dicken Muskelbäuche sind die Retraktoren des Rüssels. Man hat sich dieselben also einfach als verstärkte Längsmuskelbündel der Muscularis der Rüsselwand vorzustellen, welche infolge ihrer neuen bedeutenderen Leistung eine stärkere Ausbildung erreicht haben. Für diese Auffassung spricht auch die Thatsache, daß an der Rüsselscheide, an welcher die Längsmuskelfasern verlaufen sollten, wären sie nicht zu Retraktoren geworden, welche sich direkt an die Leibeswand ansetzen, die Längsmuskulatur bedeutend an Dicke abgenommen hat, stellenweise nur aus einzelnen Fasern besteht und sogar ganz fehlen kann (s. Fig. 6 *slf*). Den Retraktoren ähnliche Muskeln erstrecken sich von der Rüsselscheide zur Leibeswand, und zwar von der Basis der dauernden Rüsselscheide und besonders von einer verdickten Stelle der circulären Muskulatur, welche dort einen kräftigen Ringmuskel darstellt, von welchem später die Rede sein wird. Die Retraktoren verästeln sich vielfach vor ihrer Insertion an der Leibeswand und laufen in kleine Fasern aus. Auf jeder Seite vereinigen sich die zu hinterst gelegenen Retraktoren zu zwei größeren Bündeln (s. Fig. 1 *R, R<sub>1</sub>*). Sämtliche Retraktoren setzen sich nur seitlich an der Körperwand an, während an der oberen und unteren Wand der Kopfhöhle keine Insertion stattfindet.

Eigentümlich ist das folgende Verhalten der Retraktoren. Sie inserieren nie in der Weise, daß sie im eingezogenen Zu-

stande das hintere Ende des Rüssels in gerader Linie mit der Körperwand verbinden, wie dies gewöhnlich bei ähnlichen Gebilden der Fall ist; sondern bei vollständig eingestülptem Rüssel befindet sich hinter dem Ursprung der hintersten Retraktoren immer noch ein ziemlich langer Abschnitt, welcher mit der Leibeshaut nicht direkt durch Retraktoren in Verbindung steht, d. h. die Retraktoren sind stets auf die Weise mit der Rüsselwand verbunden, daß bei eingestülptem Rüssel alle Retraktoren an dem vorderen Teile der Rüsselscheide ansetzen, während der hintere frei endigt. Dieses Verhalten wiederholt sich bei allen untersuchten pleurembolischen Rüsseln. Bei dem Mechanismus der Aus- und Einstülpung werden wir darauf zurückkommen.

Nach außen ist die Rüsselwand durch eine Lage circulärer Muskelfasern begrenzt, welche gleichmäßig dick ist. An der Scheide ist die Längsmuskulatur, wie oben schon bemerkt, sehr schwach; die Ringmuskulatur ist kurz vor dem hinteren Ende der Scheide zu einem kräftigen Ringmuskel angeschwollen. Die Scheide ist mit der Körperwand durch die oben schon erwähnten Muskeln verbunden, welche nach dem vorderen Kopfbende zu immer schwächer werden, bis sie sich schließlich in einfache Muskelfasern auflösen (parieto-vaginale Muskelfasern). Sie können ebenfalls als aus der Längsmuskulatur der Rüsselwand hervorgegangen betrachtet werden (s. Fig. 1). Ähnliche Muskelfasern sind an dem sich verschiebenden, aber nicht umkrepelnden Teile des Rüssels zu konstatieren zwischen Oesophagus und Rüsselwand (parieto-ösophageale Muskelfasern).

Auf Schnitten erwies sich die histologische Struktur folgendermaßen. Da der Rüssel nur eine Verlängerung des Kopfes ist, so war zu erwarten, daß derselbe sowie die Rüsselscheide aus den gleichen Elementen besteht wie die Kopfwand, was thatsächlich auch der Fall ist. Die Pigmentierung, wenn eine solche vorkommt, ist gewöhnlich ausschließlich auf den Teil beschränkt, welcher bei der Ausstülpung nach außen gelangt; die Rüsselscheide ist daher gewöhnlich pigmentlos. Das Epithel des Rüssels und der Scheide besteht aus hohen, sehr schmalen, dichtgedrängten Cylinderzellen mit basal stehenden Kernen (s. Fig. 4). Sie sind von einer Cuticula überzogen und ruhen auf einer dünnen, strukturlosen Basalmembran. Dasselbe Verhalten zeigt sich an der Scheide und an der äußeren Körperhaut. Die Epithelzellen weisen meistens in ihren äußeren Teilen eine gelbe Pigmentierung auf. Auf die Basalmembran folgt eine schmale, helle, binde-

gewebige, scheinbar hyaline Schicht, eine Mucosa, welche sich mit GRENACHER's Boraxkarmin und Hämalan kaum tingiert, mit Pikrokarmin aber eine dunkle Färbung annimmt und sich dann als aus parallelen Lamellen bestehend aufweist; dieselbe fehlt an der Rüsselscheide sowie an der übrigen Körperhaut. Darauf folgt die Muscularis, welche im großen und ganzen wie am gesamten Körper aus 2 Schichten besteht, einer äußeren circulären und einer inneren longitudinalen. Es zeigen sich verschiedene Verhältnisse am Rüssel und an der Scheide. Am Rüssel folgen auf die circulären Muskeln 2 Schichten sich kreuzender, schrägverlaufender Muskelfasern (s. Fig. 5), worauf die innere longitudinale Schicht folgt, welche an der Spitze des Rüssels kontinuierlich ist, gegen die Basis zu sich aber in die oben beschriebenen Bündel auflöst. Die Sonderung in 3 Schichten tritt aber nicht an allen Stellen der Rüsselwand so klar auf, die schrägen Fasern können ganz in den longitudinalen Verlauf übergehen. Zu diesen Muskelschichten kommen noch die radiär verlaufenden (parieto-ösophagalen) Fasern, die wir mit dem Darne besprechen werden.

An der Rüsselscheide ist, wie oben schon gesagt, die Muscularis sehr dünn: nur spärliche circuläre und ebenso spärliche longitudinale Fasern, welche beide jedoch gegen das hintere Ende der Rüsselscheide zu sich etwas verstärken. Da die Rüsselscheide ein eingestülpter Teil der äußeren Körperhaut ist, so ist die circuläre Schicht nach innen, die longitudinale nach außen gelegen.

Am Nackenintegument (Fig. 6) ist wieder eine äußere circuläre und eine innere mächtige, longitudinale Faserschicht vorhanden: in derselben verlaufen ohne deutliche Lagerung viele Querfasern, welche am vorderen Kopfe eine Verstärkung erleiden und zu einem Sphinkter des Rhynchodäums werden. Zu der Muscularis der Rüsselscheide gehören noch die radiären Parietovaginalfasern, welche wegen ihrer Ähnlichkeit mit den parieto-ösophagalen Muskeln im Abschnitt des Darmes besprochen werden.

Im Integument der Rüsselwand sind zahlreiche Hautdrüsen vorhanden (s. Fig. 5; auf Fig. 4 sind sie farblos und erscheinen wie Bindegewebslücken, weil sie sich mit Boraxkarmin nicht tingieren lassen). Diese Drüsen sind einzellig und bestehen aus einem birnförmig angeschwollenen Endabschnitt, welcher tief in der Muscularis und zwar in der Längsmuskelschicht liegt. Der lange Ausführungsgang zeigt knotenförmige Anschwellungen und mündet

zwischen den Epithelzellen in das Rhynchodäum. Die Drüsen sind nie miteinander verschmolzen. In der Rüsselscheide sind solche Drüsen sehr selten, dagegen um so häufiger sind Epithelschleimbecher, wie sie an der äußeren Körperhaut vorkommen. An der Spitze des Rüssels sind die Drüsen außerordentlich zahlreich und bilden rings um das Pharyngostom einen dichten Komplex, die Lippendrüsen (Fig. 7 stellt einen Längsschnitt durch die Lippe vor). Das an dieser Stelle massenhaft erzeugte Sekret dient dazu, beim Heraustreten des Rüssels das Auseinanderdrücken der Rhynchostomlippen zu erleichtern.

Das Sekret der Drüsen und Epitheldrüsenzellen zeigt die typischen Schleimfarbenreaktionen. Dieser Schleim hat den Zweck, die Reibung des Rüssels auf der Scheide zu vermindern. Die Schleimdrüsen der Rüsselwand sind in die Tiefe gedrungene und, durch Anpassung an ihre bedeutendere Funktion, größer gewordene gewöhnliche Epithelschleimzellen.

Im Rhynchodäum fand ich ferner eine gelbe Masse, welche sich bei mikroskopischer Untersuchung als aus lauter langgestreckten und an einem Ende zugespitzten Zellen mit gelbem Inhalt bestehend erwies. Woher diese Zellen stammen, ob sie vielleicht aus dem an gewissen Stellen gelockerten Scheidenepithel austreten, konnte ich mit Sicherheit nicht nachweisen. Proben zeigten, daß der gelbe Inhalt kein Fett ist. Diese Masse spielt die Rolle einer Schmiere.

### Ösophagus.

Der Darm beginnt an der Spitze des Rüssels mit der Mundhöhle, welche ringförmig von dem zu Lippen verlängerten Integument umgeben ist. Diese wenig geräumige Mundhöhle teilt sich bald in einen unteren und einen oberen Abschnitt; der untere ist die Pharyngealhöhle, der obere geht in den Ösophagus über.

Der Ösophagus durchzieht den Rüssel in seiner ganzen Länge dorsalwärts, auf dem Pharynx und dessen Retraktoren liegend: am hinteren Ende des Rüssels biegt er um und verläuft unmittelbar an der unteren Seite der Rüsselscheide nach vorn, um dann, nachdem er den Schlundring passiert hat, wieder nach hinten zu verlaufen. Hinter dem Schlundring erleidet er eine Verdickung: in seiner Wand differenziert sich die unpaare Vorderdarmdrüse, von der hier nicht die Rede sein soll.

In die Mundhöhle (bei *Nassa* etwa 2 mm hinter der Rüssel-

spitze) münden die Ausführungsgänge der Speicheldrüsen aus, und zwar ventralwärts an der unteren Wand der Mundhöhle, nicht an deren Decke, wie dies für die meisten Gastropoden beschrieben worden ist. Die Angabe, daß die Speichelgänge dorsal in die Mundhöhle ausmünden, ist vielleicht allgemein unrichtig, denn makroskopisch verhalten sie sich scheinbar so, indem sie an der dorsalen Fläche des Pharynx in dessen Wand eindringen. Innerhalb derselben verlaufen sie aber nach der unteren Fläche der Mundhöhle, wo sie in dieselbe ausmünden. Dieses Verhalten erweist sich deutlich nur auf Schnitten.

Der Ösophagus weist gegen sein Lumen zu in seiner ganzen Länge zahlreiche Falten auf, worunter zwei seitliche am konstantesten sind (s. Fig. 3). Diese Falten kommen nur innerhalb der cirkulären Muskelschicht zu Stande, so daß sie an der Außenseite des Ösophagus nicht sichtbar sind. Sie nehmen gegen den hinteren Abschnitt des Ösophagus an Zahl zu. Schon erwähnt wurde, daß der Ösophagus durch zahlreiche Fasern an die Rüsselwand befestigt ist.

Die histologische Struktur ist folgende: Das Epithel besteht aus Cylinderzellen mit basalstehenden, ovalen Kernen und homogenem Plasma. Der dem Darmlumen zugewandte Teil der Epithelzellen zeigt häufig eine feine Granulierung gelben Pigmentes, welches HALLER (17) auch bei verschiedenen Prosobranchiern nachgewiesen hat. Daß es nicht aufgenommene Stoffwechselprodukte sind, wie es denkbar wäre, geht daraus hervor, daß es auch an anderen Epithelien als im Ösophagus vorkommt (s. weiter oben p. 133). Bei *Haliotis* fand WEGMANN (18) dasselbe sogar schwarz, so daß der Ösophagus dunkel gefärbt erscheint. Die Epithelzellen sitzen einer schmalen strukturlosen Basalmembran auf und sind in der Mundhöhle, dem Pharynx und dem Anfang des Ösophagus von einer Cuticula überzogen, welche sich streckenweise deutlich geschichtet zeigt. Allmählich hört die Cuticula auf, und es tritt an deren Stelle eine Bewimperung auf: das cuticularisierte Epithel ist zu einem Flimmerepithel geworden.

Dieser Übergang erfolgt so, daß die Cuticula immer dünner wird; ist dieselbe dann ziemlich dünn, aber immerhin noch deutlich wahrnehmbar, so gesellen sich Cilien dazu, welche die Cuticula durchbohren. Schließlich verschwindet letztere und es folgt einfach ein bewimpertes Cyliinderepithel mit dünnem Cuticularsaum, wie es im ganzen übrigen Ösophagus fortbesteht. Die Figuren 8, 9, 10 und 11 veranschaulichen den Übergang der Cuticula in

die Wimperbekleidung. Dieser Übergang dehnt sich nur auf eine kurze Strecke aus. Da das äußere Körperepithel cuticularisiert ist, der Darm aber bewimpert und nur eben der kurze vordere Ösophagusabschnitt Cuticula trägt, so mag die Übergangsstelle beider Epithelien in einander wohl als Grenze zwischen dem ektodermalen und dem entodermalen Darne betrachtet werden, d. h. an dieser Stelle würde sich das Gastrostom befinden, welches bis jetzt nur willkürlich an der Ausmündungsstelle der Speicheldrüsen angenommen wurde. Die Ausmündung der Speicheldrüsen findet in der Mundhöhle, also am cuticularisierten Epithel statt, und zwar weit vor der Grenze beider Epithelien, d. h. beider embryonalen Blätter, somit würden die Speicheldrüsen in den ektodermalen Abschnitt des Darmes einmünden, also ursprünglich ektodermale Drüsen sein. Die Speicheldrüsen besitzen zwar bis fast an ihre Ausmündung auch Flimmerepithel, was sich aber sekundär mit dem Auswachsen der langen Gänge zum Zwecke der Fortleitung des Speichels mag ausgebildet haben und mit den primitiven Verhältnissen nichts zu thun hat.

Aus dem embryonal eingestülpten Ektoderm, d. h. aus dem Stomodäum, würden also hervorgehen: die Mundhöhle, ein kurzer Abschnitt des Darmes, die Speicheldrüsen und Speicheldrüsen und der Pharynx; und die Auffassung der Radula als Cuticularabsonderung hätte auch einen histologischen Beweis erhalten. Die Richtigkeit dieser Ansicht kann selbstverständlich nur die Embryologie entscheidend feststellen.

Eine bandförmige, ringsherum und innerhalb der Mundhöhle verlaufende Cuticularverdickung stellt, wie schon TROSCHEL (l. c.) beschreibt, die Kieferrudimente dar.

Je weiter hinten man den Ösophagus untersucht, um so häufiger begegnet man Becherzellen, welche zwischen indifferenten bewimperten Zellen eingelagert sind (Fig. 12). Sie haben das Aussehen typischer Schleimzellen und zeigen die Mucinfarbenreaktion. Sie ergießen ihr Produkt unmittelbar in den Ösophagus. Bisweilen sind einzellige Drüsen in der Tiefe der Muscularis gelagert, sie zeigen das gleiche Verhalten wie die einzelligen Schleimdrüsen der äußeren Rüsselhaut; sie bestehen aus einem angeschwollenen Ende und einem knotigen Ausführungsgang. Alle Übergangsstadien zwischen den gewöhnlichen Becherzellen und diesen in die Tiefe verlagerten Drüsen sind vorhanden (s. Fig. 13).



Auf die Basalmembran folgt eine zarte, scheinbar strukturlose Mucosa, welche bei genauer Betrachtung eine feine, der Oberfläche parallele Streifung aufweist (s. Fig. 4). Sie ist derjenigen ähnlich, welche unter dem Epithel der Rüsselwand verläuft. — Es folgt dann die Muskulatur, welche in den verschiedenen Regionen von ungleichartiger Stärke ist. Sie besteht aus einer inneren longitudinalen und einer äußeren cirkulären Schicht. Die Längsmuskulatur ist schwach entwickelt; die Ringmuskulatur ist gegen die Spitze des Rüssels, also um die Mundhöhle, verstärkt und bildet daselbst einen Sphincter oris. An der Spitze selbst verlaufen die Muskelfasern in allen Richtungen, geflechtartig, so daß keine Schichten mehr erkennbar sind. Hinter dem Sphincter ist die Ringmuskulatur schwächer und bleibt von ziemlich konstanter Dicke, den ganzen vorderen Darm hindurch. Am hinteren Ende desselben nimmt sie jedoch beträchtlich an Dicke ab.

An dieser Stelle sollen noch die radiären Fasern besprochen werden, von welchen oben schon die Rede war. Dieselben verbinden die äußere Rüsselwand mit der Darmwand. Sie sind zahlreicher an der Spitze des Rüssels als gegen seine Basis zu und dehnen sich aus schon oben hervorgehobenen Gründen über die ganze Strecke aus, welche bei der Aus- und Einstülpung nicht umgekrempelt wird. Sie verlaufen im allgemeinen in radialer Richtung, senkrecht zum Darmepithel; an der Rüsselspitze schlagen sie einen schrägen Verlauf vorwärts und axialwärts ein (Fig. 7). Meistens vereinigen sich 4—6 Fasern zu Bündeln.

Histologisch bestehen sie aus langgestreckten spindelförmigen Zellen (Fig. 4), an welchen die Fibrillensubstanz nur peripherisch gelagert, also schlauchförmig ist, während der axiale Teil Sarkoplasma aufweist (s. den spez. Abschnitt über die Histologie der Muskeln). An dem mittleren, freiliegenden, erweiterten Teile liegt der große, ovale Kern. An dem dem Darne zugewandten Ende läuft jede Faser in einen dünnen homogenen Strang aus, der kein Sarkoplasma enthält und welcher sich in der Höhe der Mucosa meistens in zwei oder mehrere Ästchen teilt. Dieselben laufen in die Mucosa aus, indem sie sich in Fibrillen auflösen. Einzelne Fibrillenbündel konnte ich bis an die Basalmembran verfolgen, woran sie ihren Ansatz finden. Das andere Ende der Fasern erstreckt sich durch die Längsmuskelschicht der Rüsselwand bis in die Ringmuskelfasern, in welche es übergeht, indem es umbiegt. Ganz ähnlich gebaute Fasern verbinden die Rüsselscheide mit der Körperwand, mit dem Unterschiede jedoch, daß an diesem Ab-

schnitt die eine Hälfte der Faser der Rüsselscheide anliegt (Fig. 6). Auffallend ist, daß die hyaline Mucosa des Darmes zugleich mit den radiären Fasern aufhört.

### Speicheldrüsen.

Die beiden Speicheldrüsen liegen bei *Buccinum undatum* auf dem Boden der Kopfhöhle und zwar so, daß sie bei eingezogenem Rüssel in gleichem Abstände von der Basis und der Spitze desselben liegen, während nach der völligen Ausstülpung die Grenze zwischen Rüssel und Rüsselscheide über sie zu liegen kommt (s. Figg. 2 und II, III); die Ausführungsgänge verlaufen dann in gerader Linie nach vorn. Die Drüsen ändern also während der Exkursionen des Rüssels ihre Lage nicht. Sie werden von dem Oesophagus umgangen, welcher die schon besprochene Schleife nach vorn bildet, so daß derselbe unterhalb und oberhalb von ihnen verläuft (Figg. II und III). Die linke Drüse liegt weiter hinten und weiter oben als die rechte und bedeckt einen Teil der letzteren; sie liegt auf dem Schlundring, die rechte rechts davon. Beide stellen flache Gebilde vor; die rechte ist etwas massiver als die linke.

Die Ausführungsgänge durchziehen den ganzen Rüssel, dorsalwärts von dem Pharynx und dessen Retraktoren, an der unteren und äußeren Seite des Ösophagus, indem sie zahlreiche Schlingungen beschreiben. Sie verlassen die Drüsen auf ihrer oberen Seite. Der rechte zieht über den Schlundring, der linke rechts vorbei; beide passieren also den Schlundring nicht, wie dies überhaupt bei allen Rhachiglossen und Toxiglossen der Fall ist.

In der Gegend der vorderen Hälfte des Pharynx dringen die Speichelgänge, wie oben schon erwähnt, in die Scheide desselben, verlaufen darin nach abwärts und münden von unten ohne Erweiterung in die Mundhöhle. Die Gänge zeigen in ihrem ganzen Verlaufe den gleichen Durchmesser; sie bestehen nicht, wie diejenigen einiger Prosobranchier (s. B. HALLER loc. cit.), aus einem hinteren schmalen und einem vorderen erweiterten Teile. Gegen ihre Ausmündung zu sind sie mit Cylinderepithel mit basal stehenden, ovalen Kernen ausgekleidet, das auf einer Basalmembran ruht und eine Cuticula trägt; die Auskleidung ist also gleich wie in der Mundhöhle. Allmählich werden die Epithelzellen zu kubischen Zellen, die Cuticula verschwindet und das Epithel bedeckt sich

mit außerordentlich langen Cilien, welche eine Länge haben können von bis 5—6 mal die Höhe der sie tragenden Zellen (s. Fig. 14).

Unter dem Epithel liegt eine Muscularis, welche verschieden dick ist. Auf dem größten Verlaufe der Speichelgänge, von ihrem Beginn bis fast an die Stelle, wo sie in den Pharynx dringen, beträgt die Dicke der Muscularis kaum die Höhe des Epithels; da, wo die Gänge innerhalb des Pharynx verlaufen, besitzen sie eine dicke, aus cirkulären und schräg verlaufenden Fasern bestehende Muscularis.

### Nerven des Rüssels.

Was die Innervation des Rüssels belangt, so kann ich zu den Ergebnissen von BOUVIER's Untersuchungen (5) nichts Neues zufügen, da letztere sehr ausführlich und genau sind; ich kann sie vielmehr nur bestätigen. Ich werde deshalb alles kurz zusammenfassen.

Die Natur des Rüssels als doppelte Einstülpung des vorderen Körperendes giebt sich auch in der Innervation kund.

Die Gehirnganglien kommen nie in den Rüssel zu liegen, somit ist der Rüssel nicht der einstülpbare ganze vordere Körperteil (etwa wie bei den Sipunculiden), sondern nur die einstülpbare, stark verlängerte Schnauze.

Die Rüsselnerven stammen aus den Cerebralganglien, welche sie an ihren hinteren Enden verlassen. Sie bilden rechts und links ein großes Bündel, welches nach hinten verläuft. Sie teilen sich in 2 Gruppen: die einen innervieren die Rüsselscheide und die Muskeln, welche dieselbe mit der Körperwand verbinden, sie sind die Rüsselscheidenerven; die anderen innervieren den Rüssel, sie sind die eigentlichen Rüsselnerven.

Es giebt 4 Rüsselscheidenerven auf jeder Seite; sie sind schwächer als die Rüsselnerven und trennen sich bald von den letzteren, um sich in der Rüsselscheide zu verbreiten. Sie verlaufen bis an das hintere Ende der Rüsselscheide.

Die eigentlichen Rüsselnerven sind stark; auf jeder Seite sind drei vorhanden. Sie verlaufen in einem Bündel an der unteren Fläche der Rüsselscheide mit den Speichelgängen, ohne einen Ast abzugeben, und sind häufig durch Queranastomosen verbunden. Am hinteren Ende der Rüsselscheide biegen sie in den Rüssel um. Der kleinste Rüsselnerv ist durch eine Anastomose mit einem Buccalnerv verbunden, der in den Radularapparat ver-

läuft; der größte teilt sich in 3 Äste, von denen der eine die Basis des Rüssels innerviert, die beiden anderen die untere Wand desselben bis an sein vorderes Ende, wo sie sich in zahlreiche Äste teilen. Der dritte Rüsselnerv ist ebenso kräftig wie der vorhergehende, er ist in der Gegend des hinteren Endes der Rüsselscheide mit einem Buccalnerven verbunden, welcher den Oesophagus innerviert. Er selbst innerviert die obere Wand des Rüssels und teilt sich in viele Äste am vorderen Ende des Rüssels.

Zu den Rüsselnerven im weiteren Sinne gehören noch die Buccalnerven. Dieselben entstammen aus dem Buccalganglion und lassen sich in 2 Gruppen teilen: die erste begreift solche Nerven, welche die im Rüssel enthaltenen Organe innervieren, die zweite solche, welche die unter dem Rüssel sich befindenden Organe innervieren. Die ersteren verlaufen mit den Rüssel- und Rüsselscheidenerven, welche aus dem Gehirnganglion stammen und bilden mit denselben ein einziges Bündel. Es giebt drei auf jeder Seite. Der eine innerviert den Oesophagus bis vorn an die Mundöffnung, er verläuft mit dem Speichelgang. Die beiden anderen innervieren die Radulascheide.

Zu den Nerven der zweiten Gruppe gehören folgende: der Speicheldrüsenschlundnerv (*nerf oesophagien salivaire* von BOUVIER), welcher sich in zwei Äste teilt, von denen der eine die Speicheldrüsen und der andere den Oesophagus auf der Strecke zwischen dem hinteren Rüsselende und dem Schlundring innerviert; — der Aortaschlundnerv (*nerf oesophagien aortique* Bouv.), welcher unpaar ist, aber aus zwei verschmolzenen paarigen Nerven besteht. Er verläuft nach hinten zwischen dem Oesophagus und der Aorta, welche er innerviert. Nach BOUVIER soll noch ein anderer unpaarer Nerv, *nerf aortique*, vom linken Buccalganglion abgehen und die verschiedenen Äste der Aorta, da, wo letztere den Schlundring passiert, plexusartig überziehen. Rechterseits konnte er ihn nicht nachweisen.

Ich habe einige Nerven angeführt, die ich mit voller Sicherheit nicht nachweisen konnte, da ich das Nervensystem nur an in Alkohol konservierten Objekten präparierte. Ich erwähnte sie jedoch, nach den Angaben BOUVIER's, um ein vollständiges Bild des Rüsselnervensystems zu geben. Im übrigen verweise ich für mehr Details auf BOUVIER's Beschreibungen und Figuren.

### Pharynx.

Der Pharynx von Bucc. undat. wurde vor relativ kurzer Zeit von PATRICK GEDDES (20) einer genauen Untersuchung unterworfen. Dieser Autor begnügte sich aber größtenteils mit Figuren, schilderte nur den Mechanismus als Ganzes und unterließ es, die einzelnen Muskeln und ihre Wirkung zu beschreiben, da man nicht instande sei, die Funktion eines jeden Muskels zu erkennen. Daß diese Meinung unrichtig ist, davon haben mich meine Präparate überzeugt; es ist mir gelungen, den Pharynx in verschiedenen Stadien der Pro- und Retraction und auch die Radula in verschiedenen Lagen zu fixieren, und so vermochte ich über die Wirkungsweise der einzelnen Muskeln Klarheit zu erhalten und diese Muskeln in Gruppen einzuteilen. Da es mir nur auf die Muskulatur des Pharynx ankommt, so habe ich von allem anderen abgesehen. Die Radula und Radulascheide wurden schon von verschiedenen Autoren beschrieben (TROSCHEL (2), LEBERT (16)).

CUVIER (15) hat den Pharynx von Bucc. undat. zuerst untersucht, aber seine Untersuchungen sind sehr unvollständig und gaben ihm daher nur einen unklaren Begriff von der Bewegung der Radula. Seine Abbildung des Pharynx entspricht nur wenig der Wirklichkeit.

EDW. OSLER (19) — 1832 — bringt nichts Neues über den Pharynx von Bucc. undat.

LEBERT (16) — 1846 — übersetzt verschiedene Stellen aus CUVIER's Mem. sur les Moll., was den gesamten Pharynx betrifft, und beschreibt selbständig nur die Radula.

Später hat GEDDES (20) die oben erwähnten Untersuchungen angestellt.

Der Pharynx von Buccinum undatum stellt einen langgestreckten Cylinder dar, welcher im vorderen Teile des Rüssels liegt; er ist von einer muskulösen Scheide umgeben, die sich ihrer ganzen Länge nach seitlich an die lang ausgezogenen Zungenknorpel ansetzt. Auf der ventralen Seite ragt die Pharyngealscheide nicht so weit nach hinten als auf der dorsalen. Am hinteren Ende des Pharynx treten die Muskeln aus der Scheide hinaus und setzen sich, indem sie sich ausbreiten, an die Rüsselwand an. — Der Pharynx stellt bekanntlich eine Ausstülpung der Mundhöhle dar, daher ist er von demselben cuticularisierten Cyliinderepithel ausgekleidet, wie die Mundhöhle selbst. Ebenso finden sich in der

**Muscularis** zahlreiche einzellige acinöse Schleimdrüsen von gleichem Habitus wie diejenigen der äußeren Rüssel- und der Mundhöhlenwand. Ihr Sekret hat wahrscheinlich den Zweck, das Hin- und Hergleiten der Radula zu befördern.

In der Pharyngealhöhle liegt die langgestreckte Radula, welche am vorderen Ende des Pharynx nach unten umbiegt und so aus zwei Schenkeln besteht. Der obere ist länger als der untere und ist nach hinten durch den Bulbus (LEBERT'sche Endpapille) abgegrenzt. Beide Schenkel der Radula sind von der Radulascheide umgeben; dieselbe grenzt die Pharyngealhöhle gegen die Rüssel-(Leibes-)höhle ab.

Gehen wir sofort zur Muskulatur über. Die Muskeln kann man in Protraktoren und Retraktoren einteilen.

I. Protraktoren. Dazu gehören solche, welche den Pharynx und solche, welche die Radula und Radulascheide protrahieren.

a) Protraktoren des Pharynx. Dieselben bestehen aus einem Paar seitlich gelegenen platten Muskeln (Fig. IV *pp*), welche am vorderen Ende der Rüsselwand mittelst drei Köpfen seitlich ihren Ursprung nehmen und an die seitliche und obere Wand des Pharynx am hinteren Ende den Zungenknorpel inserieren. Wirkung: durch ihre Kontraktion wird der gesamte Pharynx protrahiert. Fig. IV stellt den Pharynx im zurückgezogenen Stadium dar, Fig. V im hervorgestreckten. Auf Fig. V ragt die Radula bis an die Spitze des Rüssels, während sie auf Fig. IV etwas hinter derselben ist.

b) Protraktoren der Radula und Radulascheide. Dieselben stellen eine Muskelschicht dar, welche rings um die Mundhöhle und in deren Wand gelagert ist (Fig. IV *cp*). Sie sind streng genommen um die Längsmuskelfasern des äußeren zur Mundhöhlenwand gewordenen Integumentes. Sie inserieren an der Radula und der Radulascheide. Sie ziehen dieselben nach vorn.

II. Retraktoren. Sie liegen in zwei Schichten, einer dorsalen und einer ventralen. Die erste liegt innerhalb der Pharyngealscheide, die letzte außerhalb und ventralwärts von derselben.

α) Dorsale Retraktoren.

a) Retraktoren resp. Zusammenzieher der Zungenknorpel. Als solche dient ein Paar Muskeln (Fig. VI *ks*), welche am Bulbus der Radula ihren Ursprung nehmen und nach

vorn und außen verlaufen, um sich an die vordere Hälfte der Zungenknorpel anzusetzen. Durch ihre Kontraktion werden die Zungenknorpel einander genähert und die Radula wird dadurch auf die Knorpel gehoben. Nach hinten gehen sie in einen medianen Muskel (*pr*) über, dessen Ursprung an der ventralen Fläche der Rüsselwand ist, und die Insertion am Bulbus der Radula. Kontrahiert sich derselbe, so werden die Radula und die beiden Knorpelretraktoren zurückgezogen und somit der ganze Pharynx retrahiert. Er ist also Retraktor des ganzen Pharynx.

b) Radularetraktoren. Es folgen dann eine Anzahl Radularetraktoren. Dieselben entspringen entweder innerhalb der Pharyngealscheide an dem hinteren Teile der Zungenknorpel oder außerhalb derselben, an der Rüsselwand. Das Verhalten dieser Muskeln ist auf Fig. VI zu sehen, welche den dorsal aufgeschnittenen Pharynx darstellt.

Fig. IV.

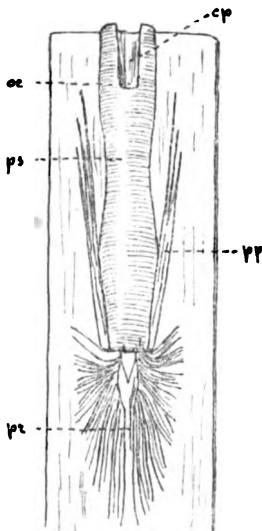


Fig. V.

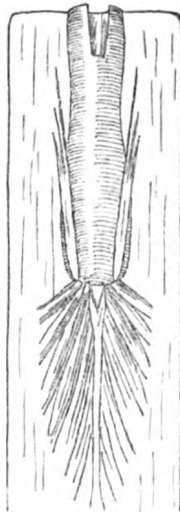


Fig. VI.

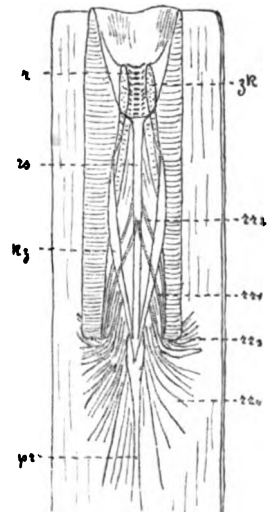


Fig. IV. Rüssel von *Bucc. undat.* dorsal aufgeschnitten. Vergr. ca.  $\times 2$ . *ps* Pharynxscheide; *oe* Stelle, wo der Oesophagus in die Mundhöhle mündet; *cp* sirkul. Protraktor der Radula und Radulascheide; *pp* Protraktor des Pharynx; *pr* Pharynxretraktor.

Fig. V. Der Pharynx ist durch die Kontrakt. der Pharynxprotraktoren nach vorn geschoben.

Fig. VI. *ks* Knorpelzusammensieher; *r* Radula; *rs* Radulascheide; *pr* Pharynxretraktor; *z* Zungenknorpel; *rr1*—*rr4* dorsale Radularetraktoren. Die Pharynxscheide ist geöffnet.

1) Zu oberst, unmittelbar unter der Pharyngealscheide und oberhalb der zuletzt beschriebenen Zusammenzieher der Zungenknorpel, liegt jederseits ein kleiner Muskel *rr*<sub>1</sub>. Sein Ursprung ist am hinteren Ende der Zungenknorpel. Er verläuft nach vorn, schräg und axialwärts und inseriert an der Radulascheide, ungefähr in der Mitte ihrer Länge. Ein anderer dünner Muskel *rr*<sub>2</sub>, hat denselben Verlauf und denselben Ursprung, verläuft aber unterhalb des Muskels *ks* und inseriert an der Radulascheide etwas vor letzterem Muskel.

2) Die folgenden Muskeln haben ihren Ursprung an der Rüsselwand außerhalb der Pharyngealscheide. Das Muskelpaar *rr*<sub>3</sub>, entspringt auf jeder Seite an der Rüsselwand, dringt dann von hinten in den Pharynx und setzt sich an die Radulascheide an deren ventraler Seite an. Das Muskelpaar *rr*<sub>4</sub> hat den gleichen Verlauf und die gleiche Insertion, entspringt ebenfalls an der Rüsselwand, aber weiter nach hinten zu. Ein medianer unpaarer Muskel verläuft unter dem dorsalen unpaaren Retraktor (*pr*),

Fig. VII.

Fig. VIII.

Fig. IX.

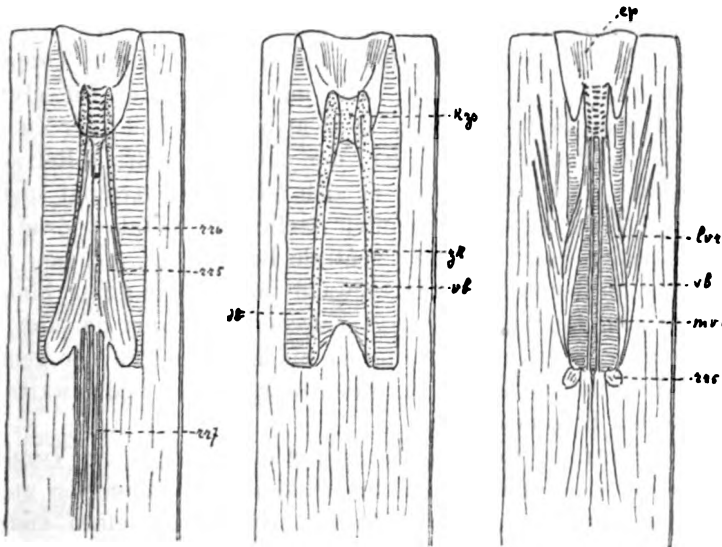


Fig. VII. Die in Fig. VI bezeichneten Muskeln sind entfernt. Tiefe Schicht der dorsalen Radularetraktoren. *rr*<sub>1</sub> — *rr*<sub>2</sub>, dorsale Retraktoren.

Fig. VIII. Sämtliche dorsale Muskeln sind entfernt. *vö* ventrales Blatt; *dö* dorsales Blatt der Pharynxscheide; *ak* Zungenknorpel; *ks* Knorpelzwischenstück.

Fig. IX. Ventrale Ansicht. *vö* ventrales Blatt der Pharynxscheide; *cp* circumlärer Protraktor der Radula und Radulascheide; *mv* medianer ventraler Radularetraktor; *lv* lateraler ventraler Radularetraktor; *rr*<sub>1</sub> dorsaler Radularetraktor.



nimmt seinen Ursprung an der Rüsselwand und inseriert an der ventralen Seite der Radulascheide. Er ist auf der Abbildung nicht zu sehen, da er von der Radulascheide und dem Muskel *pr* bedeckt ist.

3) Darauf folgt eine tiefere Schicht, welche aus verschiedenen Muskeln besteht, die innig verbunden sind. Man kann einen paarigen Muskel *rr*<sub>6</sub>, Fig. VII unterscheiden, dessen Ursprung jederseits am hinteren Ende der Zungenknorpel ist. Er läuft nach vorn spitz zu und inseriert an der Radulascheide an ihrem vorderen Teile. Median und innig verbunden mit dem vorhergehenden verläuft der Muskel *rr*<sub>6</sub>. Er entspringt am hinteren Ende der Pharyngealscheide und inseriert gemeinsam mit dem Muskel *rr*<sub>6</sub>. Vier mediane Bündel *rr*<sub>7</sub> entspringen der unteren Rüsselwand außerhalb der Pharyngealscheide und laufen in die Muskeln *rr*<sub>6</sub> und *rr*<sub>6</sub> aus.

Wie aus dieser Aufzählung hervorgeht, sind die Retraktoren des dorsalen Schenkels der Radula zahlreich und stark entwickelt. Viel weniger beträchtlich ist die ventrale Retraktorenmasse.

β) **Ventrale Retraktoren.** Dieselben liegen außerhalb der Pharyngealscheide. Sie inserieren alle an dem hinteren Ende des unteren Schenkels der Radula und nehmen ihren Ursprung teils an den Zungenknorpeln, teils an der ventralen Rüsselwand.

Auf jeder Seite entspringt an dem hinteren Ende der Zungenknorpel ein flacher Muskel *lvr*, der laterale ventrale Retraktor. Er verläuft nach vorn, indem er sich allmählich verjüngt und inseriert seitlich an der genannten Stelle der Radula. Zwei mediane Muskeln (*mvr*), mediane ventrale Retraktoren, nehmen ihren Ursprung an der ventralen Rüsselwand und sind in ihrem hinteren Teil bis zum Beginn der Pharyngealscheide mit den dorsalen Retraktoren *rr*<sub>7</sub> ziemlich verwachsen. Sie inserieren an der gemeinsamen Insertionsstelle der ventralen Retraktoren, medianwärts von dem soeben besprochenen.

Die ventralen Retraktoren sind, wie ersichtlich, im Vergleich zu den dorsalen sehr gering. Sie wirken als Antagonisten gegenüber den dorsalen, indem sich jede Gruppe an einen anderen Schenkel der Radula ansetzt.

Die Zungenknorpel sind zwei lange bandförmige Knorpelmassen, welche nicht (GEDDES' Abbildung ist unrichtig) über die Länge der Pharyngealscheide hinausreichen und vorn etwas verdickt sind. An der ventralen Kante sind sie in ihrem vorderen Abschnitt miteinander verwachsen (s. Figg. VIII und 3), so daß sie

eine nach oben offene Rinne darstellen, in welcher die Radula liegt. An dem vorderen Ende der Radula biegt die Radula nach unten um.

Nachdem wir nun die einzelnen Muskeln des Pharynx beschrieben haben, wollen wir die Bewegungen der Radula und des Pharynx untersuchen.

Die Bewegungen des Pharynx als Ganzes bestehen in der Pro- und Retraktion. Die Protraktion erfolgt dadurch, daß sich der Pharynxprotraktor *pp* kontrahiert. Zugleich wirkt auch der sirkuläre Radulaprotraktor. Die Retraktion geschieht durch die gleichzeitige Kontraktion aller Radula- und Zungenknorpelretraktoren und Erschlaffung der Protraktoren.

Der gesamte Pharyngealapparat dient dazu, die Radula in Bewegung zu versetzen; diese Bewegung besteht in einem abwechselnden Vor- und Rückwärtsschieben. Nach CUVIER (15) wird diese Bewegung der Radula rein passiv durch diejenige der Knorpel hervorgerufen. „Wenn die Knorpel infolge der Kontraktion der Muskeln sich vorn einander nähern, so breitet die Radula ihre Zähne aus, richtet sie abwärts, indem sie sich nach vorn wendet, und rückt vorwärts; und wenn sie auseinanderweichen, so zieht sie sich zurück und stellt die Zähne aufwärts. Die Wiederholung dieser Bewegung ist es, welche, vielleicht durch die ätzende Eigenschaft des Speichels unterstützt, die Durchbohrung der härtesten Muskeln ermöglicht.“ Die Hauptfaktoren bei den Radulabewegungen wären also die Zungenknorpel.

HUXLEY (21) ist zu der entgegengesetzten Ansicht gelangt, nämlich daß die Knorpel sich vollkommen passiv verhalten. Aus den anatomischen Verhältnissen gehe schon hervor, daß die Radula durch eigene Muskeln bewegt werde; die Knorpel verhalten sich nur wie eine Rolle, über welche die Radula durch abwechselnde Kontraktion der dorsalen und ventralen Retraktoren wie ein Band hin- und hergezogen wird.

Diese letzte Auffassung ist entschieden zu einseitig.

PATRICK GEDDES (20) schließt sich wieder der Meinung CUVIER's an.

Nach meiner durch Beobachtung unterstützten Auffassung spielen beide Momente eine Rolle. Die Bewegung der Radula wird durch die Kontraktion ihrer eigenen Muskeln und zugleich durch die Bewegung der Knorpel bewirkt. Durch die Kontraktion der Knorpelzusammenzieher werden die vorderen Teile der Knorpel einander genähert, die Radula wird über dieselben gehoben, indem

sie darauf zu liegen kommt und daher zu gleicher Zeit etwas nach vorn geschoben; die dorsalen Retraktoren geben nach, die ventralen kontrahieren sich und die Radula gleitet, wie es HUXLEY angiebt, über die Zungenknorpel, wie ein Band über eine Welle. Hört die Kontraktion der Knorpelzusammenzieher auf, so entfernen sich infolge der Elastizität die vorderen Enden der Zungenknorpel und zugleich ziehen die dorsalen Retraktoren die Radula rückwärts. Das Gleiten der Radula über die Zungenknorpel nach Art eines Bandes über eine Welle ist allerdings sehr beschränkt, da ja die Radula vermittelst ihrer Scheide beiderseits an die Mundhöhle befestigt ist; daß aber ein solches Gleiten stattfindet, haben mir meine Präparate gezeigt, an welchen die Radula in verschiedenen Stadien ihrer Exkursion fixiert wurde. Übrigens sprechen auch für diese Auffassung verschiedene anatomische Thatsachen. Die Zähne der Radula sind so befestigt, daß sie an der vorderen Umbiegungsstelle der Radula aufwärts schauen. Kontrahieren sich also die ventralen Retraktoren, so gleiten die Zähne über das zu benagende Objekt hinweg, ohne es anzupacken, da die Bewegung im entgegengesetzten Sinne erfolgt wie die Richtung der Zähne. Es braucht also wenig Kraft zur Ausführung dieser Bewegung. Kontrahieren sich die dorsalen Retraktoren, so packen die Zähne das Objekt an, sie kratzen, es braucht also mehr Kraft, da die Reibungsresistenz überwunden werden muß; die Muskeln müssen stärker sein als auf der ventralen Seite. Dies ist auch thatsächlich der Fall: die dorsalen Retraktoren sind viel zahlreicher und kräftiger als die ventralen.

### Struktur der Muskelfasern.

Besondere Aufmerksamkeit muß der feineren Struktur der Muskelfasern geschenkt werden. Die Muskeln des Rückens, wie auch diejenigen der Nackengegend und des Fußes bestehen bei *Nassa reticulata* und bei *Bucc. undat.* aus spindelförmigen Fasern, welche die Eigentümlichkeit zeigen, daß sie nicht durch und durch aus Fibrillensubstanz bestehen. Die Fibrillen sind ausschließlich auf die Peripherie beschränkt und der axiale Teil wird von körnigem Sarkoplasma, auch Marksubstanz genannt, ausgefüllt. Diese Muskeln sind ganz gleich wie diejenigen der Hirudineen. Sie wurden von LEBERT und ROBIN (22) schon 1846 im Fuße von *Pecten* signalisiert, aber nicht näher beschrieben. RHODE (23) hat ähnliche bei Chaetopoden nachgewiesen. Vor kurzer Zeit (1892) hat

BALLOWITZ (24) gleiche Muskeln bei Cephalopoden beschrieben und im Laufe meiner Arbeit erschien eine Abhandlung von J. WACKWITZ (25) über Heteropoden- und Pteropodenmuskulatur, in welcher ganz gleiche Muskeln geschildert sind, wie diejenigen, die ich in meinen Präparaten fand.

Meine Untersuchungen erstrecken sich ausschließlich auf *Nassa reticulata* und *Buccinum undatum*; hauptsächlich auf erstere. In dem kurzen Abschnitt, den ich dem feineren Bau der Muskelfaser in dieser Arbeit widmen kann, ist es mir nicht möglich, gründlich auf den Gegenstand einzugehen, um so mehr als die Muskelstruktur ein sehr ausgedehntes Kapitel der Histologie ist und dem genauen Studium derselben ganz besondere Untersuchungen und Untersuchungsmethoden zu Grunde liegen müssen, die mich zu weit von meinem Thema entfernt hätten. Ich teile deshalb nur kurz mit, was ich in meinen Präparaten zu Gesicht bekam. Für die Litteratur verweise ich auf die Abhandlungen der drei zuletzt genannten Autoren.

Das Verhalten des Sarkoplasmas zu der Fibrillensubstanz ist nicht bei sämtlichen Muskelfasern ein und desselben Individuums gleich, ebenso sind auch die Fasern im Querschnitt verschieden dick. Die Pharynxmuskeln sind im allgemeinen kräftiger, die Fibrillensubstanz ist mächtiger entwickelt, und der von dem Sarkoplasma ausgefüllte Raum ist größer, als bei den Muskeln des Darmes und des Integumentes. Bei letzteren zeigen sich die Querschnitte klein und die Marksubstanz gering. Im Pharynx selbst sind verschiedene Muskelfasern vorhanden.

Im Abschnitt über die Histologie des Ösophagus wurde der Bau der radialen Muskelfasern geschildert; ganz ähnlich verhalten sich alle Muskelfasern des gesamten Körpers der untersuchten Individuen. Die Fasern sind spindelförmig und zeigen an der Stelle, wo der ovale Kern liegt, eine Verdickung (Fig. 15), welche immer die Mitte der Faser einnimmt. An der Peripherie lagert die kontraktile Substanz und in der Achse das Sarkoplasma. Dasselbe nimmt am meisten Raum in der mittleren Region der Muskelfaser ein, gegen die Enden zu wird es immer geringer und schließlich in den zugespitzten Endteilen verschwindet es ganz. Das Sarkoplasma hat ein körniges Aussehen und zeigt sich bei gut fixierten Präparaten zu netzartigen Strängen verbunden, zwischen welchen Vakuolen vorhanden sind. Um den Kern herum ist immer ein heller Hof, der homogener aussieht als das übrige Sarkoplasma. In letzterem liegen kleine Kügelchen oder Tröpfchen, welche

BALLOWITZ auch in Cephalopodenmuskeln gefunden hat. Über die Natur derselben bin ich nicht im stande mehr zu sagen als jener Autor und es bleibt späteren Untersuchungen vorbehalten, zu entscheiden, ob es Reservestoffe sind oder vielleicht nur einfach verdichtetes Plasma.

Was die Anordnung der Fibrillensubstanz betrifft, so sind Verschiedenheiten zu konstatieren. Werden Muskeln in Querschnitte zerlegt, so erhält man einmal ein Bild, wie es Fig. 16 darstellt. Die einzelnen Muskelfasern zeigen meist einen hexagonalen Querschnitt, was aus mechanischen Ursachen hervorgeht, und sind alle ziemlich von gleicher Größe. Das Sarkoplasma nimmt einen bedeutenden Raum ein. Die peripherisch angeordnete Substanz erweist sich als aus einzelnen Fibrillen von rundlichem Querschnitt bestehend (Fig. 16). Die Kerne liegen immer im Sarkoplasma und die Fibrillensubstanz stellt stets einen völlig geschlossenen Schlauch dar. Die Fibrillen sind durch eine Zwischensubstanz verbunden. Diese Befunde stimmen vollständig überein mit denjenigen von WACKWITZ an der Flossenmuskulatur von *Carinaria* und *Pterotrachea*. Innerhalb der Zwischensubstanz fand ich an manchen Stellen, da, wo sich mehrere Muskelfasern berühren, eine von ihr verschiedene Substanz, welche sich mit Osmiumsäure z. B. viel intensiver färbt (Fig. 16 *sws*).

Präparate, welche von Individuen herrührten, die mit Sublimat fixiert und mit GRENACHER's alkoh. Boraxkarmin oder Pikrolithiumkarmin tingiert wurden, haben ähnliche Bilder geliefert. Die mit Hämalalaun gefärbten Präparate zeigten jedoch ein von vorigen verschiedenes Aussehen, indem die Faserzwischen substanz nicht kontinuierlich gefärbt ist, sondern jeweilen in der Mitte zwischen zwei Fasern sich gespalten erweist (Fig. 17). Jede Faser scheint daher isoliert zu sein. Dies weist darauf hin, daß jeder Muskelfaser ein Teil der verschmolzenen Zwischensubstanz eigen ist. So verhalten sich die Muskelfasern des ganzen Rüssels, der Rüsselscheide, des Nackenintegumentes, des Fußes und des Oesophagus, mit dem Unterschiede, daß die Pharynxmuskulatur histologisch am kräftigsten entwickelt ist. Im Pharynx zeigen sich aber noch andere Verhältnisse. Unter den eben besprochenen Fasern in den in Fig. 3 mit *pm* bezeichneten Muskeln finden sich andere ganz unregelmäßig zerstreute, welche einen großen Durchmesser besitzen und deren Fibrillenschicht viel dicker ist und zugleich homogen aussieht, ohne Sonderung in Fibrillen (Fig. 18). Ferner hat die kontraktile Substanz einen eigenartigen Glanz. Das

Sarkoplasma färbt sich intensiver und ist stärker granuliert. Die Kerne liegen auch im Sarkoplasma und sind ringsumher von demselben umgeben.

Auf die Bedeutung dieses feineren Baues der Molluskenmuskulatur und die Beziehungen der Ausbildung der kontraktile Substanz zur Funktion der Muskelfaser will ich nicht näher eingehen, es sei mir nur gestattet, einer Sache noch Erwähnung zu thun, die für spätere Untersuchungen nicht unwichtig sein mag.

Durch Schlußfolgerung ist WACKWITZ zu der Ansicht gekommen, daß die Kraft einer Muskelfaser um so größer ist, je mehr Fibrillensubstanz sie enthält und je weniger Marksubstanz. Zugleich ist aber der Wiederersatz der bei der Kontraktion verbrauchten Stoffe um so rascher, je mehr Marksubstanz und um so weniger Fibrillensubstanz in einer Faser enthalten ist. Enthält daher eine Muskelfaser relativ viel Marksubstanz, so ist sie zwar zu einer minder kräftigen, aber ausdauernderen Thätigkeit befähigt.

Inwiefern diese Auffassung richtig ist, ist noch durch keinen experimentellen Versuch nachgewiesen, vorläufig wollen wir aber nur das darin sehen, daß nämlich nach der Betrachtung von WACKWITZ die mit Sarkoplasma versehenen Muskelfasern sich anders verhalten als diejenigen, welche keins besitzen.

Nun liegt eine von LEBERT (16) gemachte Beobachtung vor, welche WACKWITZ wahrscheinlich nicht bekannt war, da er sie nicht erwähnt und welche eine Bestätigung seiner Voraussetzungen insofern ist, als sie zeigt, daß die mit reicherm Sarkoplasma versehenen Muskelfasern sich anders verhalten wie solche, die nur ein geringes Quantum enthalten.

Ich habe nämlich oben erwähnt, daß die Pharyngealmuskeln histologisch kräftiger ausgebildet seien wie diejenigen des übrigen Körpers. Nun sagt LEBERT: „Die Muskulatur des Pharynx bietet besonders das Merkwürdige dar, daß sie die den Muskeln höherer Tiere eigentümliche rote Fleischfarbe zeigt. Außerdem zeigen diese Muskeln eine bei weitem größere Kontraktilität, als dies bei all den übrigen Muskeln des gleichen Tieres der Fall ist. Diese ist so bedeutend, daß noch eine Stunde nach der Entfernung derselben aus dem lebenden Körper die geringste Berührung mit einem der Zergliederungsinstrumente eine kräftige Zusammenziehung bewirkt“.

Aus dieser Betrachtung geht hervor, daß die von den übrigen histologisch verschiedenen Muskeln auch thatsächlich physiologisch

verschiedener Leistungen fähig sind. LEBERT's Beobachtungen waren nur flüchtig und es ist daher die Vermutung begründet, daß es späteren Untersuchungen gelingen wird, mit Hilfe der heutigen physiologischen Methoden auf experimentellem Wege die genauere Beziehung zwischen den sarkoplasimahaltigen Fasern und ihrer Funktion festzustellen und im allgemeinen die Unterschiede der Arbeitsfähigkeit der sarkoplasimahaltigen und sarkoplasmafreien Muskelfasern zu bestimmen.

Die bisherigen Untersuchungen erstrecken sich alle auf *Buccinum* und *Nassa*, welche einen wohlausgebildeten Rüssel besitzen. Bei der Vergleichung des Rüssels des pleurembolischen Typus verschiedener Prosobranchier lassen sich Differenzen aufweisen, welche sich aber nur auf die Länge und den Grad der Ausbildung beschränken und nie auf das Prinzip des Baues übergreifen. So findet man namentlich stets die charakteristische Ansatzstelle der Retraktoren in der mittleren Region der Rüsselscheide.

*Buccinum* (*B. undatum* L.) und *Nassa* (*N. reticulata* LAM., *N. mutabilis*, *N. incrassata*) verhalten sich in Bezug auf den Rüssel, wie oben schon bemerkt, ganz ähnlich (Fig. 19).

Ähnlich verhalten sich noch *Columbella* (*C. rustica* LAM.) und *Tritonium* (*T. parthenopaeum*, *T. cutaceum*). Bei dieser letzteren Gattung ist der Teil des Rüssels, welcher bei der Ausstülpung nach außen hervortritt, sehr stark pigmentiert, ähnlich wie die äußere Körperhaut. Die Rüsselscheide dagegen ist pigmentlos. Der Pharynx ist sehr klein, die Rüsselretraktoren stark entwickelt.

Einen relativ kürzeren Rüssel besitzt *Cassidaria* (*C. echinophora* LAM.); derselbe ragt eingestülpt nicht so weit in die Kiemenhöhle hinein und ist nicht seitwärts gebogen (Fig. 20).

*Fasciolaria* (*F. lignaria*) zeigt ein ähnliches Verhalten wie *Cassidaria*. Außerdem verjüngt sich der Rüssel stark nach vorn.

Einen relativ kürzeren Rüssel besitzen *Murex trunculus* (Fig. 21), *M. erinaceus* LAM. und *Purpura lapillus* LAM. Hier ragt der eingestülpte Rüssel etwa nur bis in die Mitte der Kiemenhöhle.

Bei *Murex brandaris* L. endlich ist der Rüssel relativ sehr klein. Die Fig. 22 zeigt dieses Verhalten zur Genüge.

Leider standen mir nur diese wenigen Gattungen zur Verfügung.

Die Figuren X und XI stellen das Schema des ein- und ausgestülpten pleurembolischen Rüssels dar.

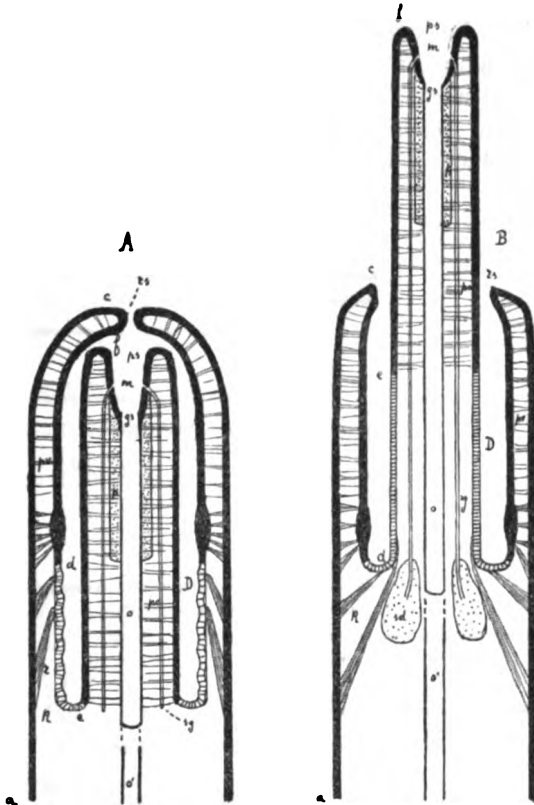


Fig. X. Schematische Darstellung des pleurembolischen Rüssels von oben. *A* Rüssel zurückgezogen; *B* vorgestreckt. *ac* Kopffintegument; *c* Mündungsrand der Rüsselscheide; *c-d* nicht verschiebbare Wand der Rüsselscheide; *d-e* verschiebbare (ausstülpbare und einstülpbare) Wand der Rüsselscheide; *e-f* nicht verschiebbare Wand des Rüssels; *f* Rand der Mundöffnung am vorderen Ende des Rüssels; *D* Rhynchodaeum; *k* Kopfhöhle; *m* Mundhöhle; *oo'* Oesophagus (die punktierten Linien deuten auf die Verhältnisse, wie sie in Fig. XI zu sehen sind); *p* Pharynx; *po* parieto-oesophagale Muskelfasern; *pv* parieto-vaginale Muskelfasern; *sg* Speicheldrüsen; *sd* Speicheldrüsen; *rs* Rhynchostom; *gs* Gastrostom.



### Mechanismus der Aus- und Einstülpung des Rüssels.

Es seien zuerst die darüber herrschenden Auffassungen erwähnt. CUVIER (15) sagt, daß die Ausstreckung des Rüssels, d. h. die Verlängerung des inneren Cylinders durch das Aufrollen des äußeren, durch die inneren ringförmigen Muskeln des letzteren geschehe. Sie umgeben den Rüssel in seiner ganzen Länge, und indem sie sich nacheinander zusammenziehen, treiben sie ihn nach außen. Ein solcher besonders starker Ringmuskel befindet sich an der Stelle, an welcher der äußere Cylinder sich an den Körper anheftet.

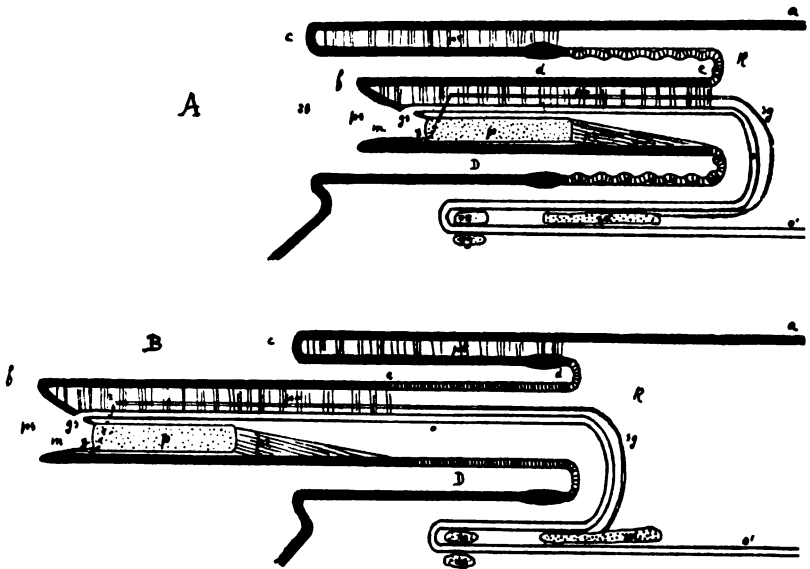


Fig. XI. Schematische Darstellung des pleurembolischen Rüssels. Bezeichnungen wie Fig. X. Seitliche Ansicht. *pr* Pharynxretraktoren; *og*, *ug* oberes und unteres Gehirnganglion. Der Schnitt *A* ist genau median gedacht, so daß das Rhynchostom, welches eine senkrechte Spalte darstellt, nicht geschlossen zu sein scheint. Das Aufhören des Speichelganges bei *x* soll andeuten, daß an jener Stelle der Gang sich seitlich in die Wand des Pharynx biegt, um dann ventralwärts bei *y* in die Mundhöhle zu münden. Da die Retraktoren sich nur seitlich ansetzen, konnten sie auf diesen Figuren nicht eingezeichnet werden.

Nach BRONN (3) wird der Rüssel durch den Andrang des Blutes in die Körperhöhle nach außen vorgestülpt, ähnlich wie bei allen rüsselartigen Einrichtungen der niederen Tiere. Die

Ringmuskeln des Vorderkörpers, wie die des Rüssels selbst, wirken in dieser Hinsicht durch das dadurch vorgeschobene Blut als Ausstülpungsmuskeln und in dieser Weise müsse man CUVIER's Beschreibung auffassen, wenn er durch die Kontraktionen dieser Muskeln das Vorstrecken des Rüssels geschehen läßt.

Wie aus den von mir teils an lebenden, teils an präparierten Individuen beobachteten Thatsachen hervorgeht, sind beide eben erwähnte Auffassungen unrichtig oder zum wenigsten ungenügend. Die Ausstülpung erfolgt nämlich sowohl durch den Andrang der Leibeshöhlenflüssigkeit (bei Mollusken Hämolymphe oder Blut), als durch die Kontraktion der Ringmuskulatur des Rüsselscheide; beide wirken zusammen. Daß der Blutandrang eine Rolle bei der Ausstülpung spielt, geht aus folgendem Versuche hervor. Wird der vollständig angezogene Rüssel plötzlich an seiner Basis mit einer Zange zusammengeklammert, so daß die Retraktion verhindert ist und daß auch keine Leibeshöhlenflüssigkeit weder aus der Kopfhöhle in die Rüsselhöhle, noch aus letzterer in die Kopfhöhle treten kann, und sticht man den Rüssel an, so tritt sofort ein Tropfen Flüssigkeit (Blut, Hämolymphe) heraus, welcher nur aus der Rüssel-(Leibes-)höhle kommen kann. Wird ferner ein ausgestreckter Rüssel fixiert und in Querschnitte zerlegt, so ist auf demselben, zwischen der Rüsselwand einerseits und dem Pharynx und dem Oesophagus andererseits, ein schmaler Hohlraum wahrnehmbar, der mit Hämolymphe und darin enthaltenen Plasmazellen gefüllt ist. Auf Querschnitten eines eingezogenen Rüssels ist kein Hohlraum zu konstatieren oder vielmehr ein viel geringerer. Ferner ist auch das seltene Bindegewebe, das zwischen der Darmmuskularis bisweilen vorkommt, auf Querschnitten eingezogener Rüssel zusammengedrückt, während es auf solchen ausgestreckter Rüssel durch Hämolymphe schwammartig dilatiert ist.

Die Wirkung des Blutandranges wird durch die Kontraktion der Ringmuskulatur der Rüsselscheide unterstützt, da nicht anzunehmen ist, daß diese stark entwickelte cirkuläre Muskelschicht keine Rolle spiele bei der Ausstülpung. Die Ringmuskeln kontrahieren sich successive, und in dem Maße, als sie sich kontrahieren, verschieben sie den vor ihnen liegenden Teil des Rüssels nach vorn, stützen sich um, bilden dann den hintersten Abschnitt des Rüssels und werden durch die Kontraktion der auf sie folgenden Ringmuskeln nach vorn verschoben. Es läßt sich diese successive Kontraktion mit den peristaltischen Bewegungen des Darmes

der Wirbeltiere vergleichen, mit dem Unterschiede jedoch, daß am Darm nur die Kontraktionswelle weiter schreitet, die Ringmuskeln hingegen an Ort und Stelle bleiben, während im Falle der Rüsselmuskeln die Muskeln durch die Kontraktionswelle nach vorn verschoben werden. An der Grenze der Rüsselscheide und des vollständig ausgestülpten Rüssels ist ein stärkerer Ringmuskel vorhanden (s. weiter oben Fig. 2 u. X, XI), der einerseits an der Ausstülpung stark beiträgt, anderseits durch seine Kontraktion das Zurückfließen der Hämolymphe aus dem ausgestreckten Rüssel in die Kopfhöhle verhindert und auf diese Weise den Rüssel ausgestreckt erhält.

Der nicht umstülpbare Teil des Rüssels wird nicht nur um die Länge der sich umkrempehenden Teile der Scheide nach vorn verschoben, sondern seine eigene Wand dehnt sich in die Länge bei der Ausstülpung. Am Grunde des Rhynchodaeums ist nämlich sowohl die Wand des eingezogenen Rüssels als die der Scheide in zahlreiche Ringfalten zusammengelegt (s. Fig. II), was durch die Kontraktion der Längsfasern zustande kommt. Bei der Ausstülpung kontrahieren sich die Ringfasern, die Falten gleichen sich aus und der Rüssel gewinnt um so mehr an Länge, je zahlreicher und tiefer die Ringfalten waren.

Die Einstülpung geschieht durch die Kontraktion der Längsmuskeln in der ganzen Ausdehnung des Rüssels und besonders derjenigen, welche zu Retraktoren umgewandelt sind, bei gleichzeitiger Erschlaffung der Ausstülpmuskeln. Die Zurückziehung des Rüssels erleidet aber dadurch eine Komplikation, daß der eingezogene Rüssel weiter nach hinten reicht als der Ursprung der Retraktoren an demselben. Es läßt sich dies auf folgende Weise erklären. Bei der Kontraktion der Retraktoren ziehen sich die Längsfasern des ganzen Rüssels sehr stark zusammen, so daß der Rüssel in seiner Länge sehr verkürzt ist. Hat das vordere Rüsselende das Rhynchostom passiert, so schließt sich dasselbe durch die Kontraktion der Muskularis des Nackenintegumentes. Da sich aber die Längsmuskulatur mehr zusammengezogen hat, als es ihr Ruhezustand erlaubt, so dehnt sich der Rüssel, indem er an dem geschlossenen Rhynchostom eine Stütze findet, nachträglich nach hinten in die Länge, durch schwache Kontraktion der Ringfasern, aus, bis ein Gleichgewichtszustand mit den Längsfasern hergestellt ist. So kommt es, daß die Rüsselbasis weiter nach hinten ragt, als der Ursprung der Retraktoren reicht.

Kontrahieren sich beim ausgezogenen Rüssel die Längsmuskeln nur auf einer Seite, so wird dadurch eine Seitwärtsbewegung des Rüssels auf die betreffende Seite bewirkt.

---

#### **Anhang.**

Ich will noch kurz bemerken, daß in der Muskulatur des Rüssels und zwar stets ganz an der Grenze gegen die Rüsselhöhle (Rüsselleibeshöhle) zu oder bisweilen in der Oesophagusmuskularis sich auf vielen Schnitten von *Nassa reticulata* eingekapselte Parasiten gezeigt haben. Es hat dies nichts Auffälliges, da die Rüsselhöhle ein Teil der Leibeshöhle ist. Der Durchmesser der Kapseln ist etwa 0,5 mm. Die Parasiten besitzen zwei Saugnapfe und mögen Distomeenlarven sein. In einigen Rüsseln waren bis 10 Kapseln vorhanden.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- 1) MACDONALD — 1860 — General Classification of the Gasteropoda. Trans. of the Linn. Soc. of Lond. T. XXIII.
  - 2) F. H. TROSCHEL — 1856—79 — Das Gebiß der Schnecken. I. Bd. 1856—63. II. Bd. 1866—79.
  - 3) H. G. BROWN — 1862—66 — Die Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. III: Malacozoa, II. Malacozoa cephalophora, von W. KEFERSTEIN, 1862—1866.
  - 4) E. RAY-LANKESTER — 1883 — Mollusca, in: Encyclopaedia britannica. 9. edit. vol. 16.
  - 5) E. L. BOUVIER — 1887 — Système nerveux, morphologie générale et Classification des Gastéropodes prosobranches. Ann. des sciences nat. (7) Tome 3.
  - 6) A. LANG — 1892 — Lehrb. der vergl. Anat. — Mollusca. III. Liefg.
  - 7) ARISTOTELES — De animal. hist. Lib. IV, Cap. 4 §§ 7. 8. 9.
  - 8) PLINIUS — Hist. nat. L. XI c. 37.
  - 9) LISTER — 1694 — Exercitat. anatom. II. Londini p. 68.
  - 10) MÜLLER — Zool. dan. II., p. 13.
  - 11) FABIVS COLUMNA — (De purpura p. 16).
  - 12) RÉAUMUR — 1710 und 11 — Mem. de l'acad.
  - 13) ADANSON — Seneg. pl. IV.
  - 14) PLANCUS — Conch. min. not. pl. III.
  - 15) CUVIER — 1817 — Mém. pour servir à l'hist. et à l'anatomie des Mollusques.
  - 16) LEBERT — 1846 — Beobachtungen über die Mundorgane einiger Gastropoden. MÜLLER's Archiv.
  - 17) BELA HALLER — 1888—90. — Die Morphologie der Prosobranchier, gesammelt auf einer Erdumsegelung durch die Königl. ital. Korvette „Vettor Pisani“. I. Morph. Jahrb. 14 Bd. 1888. II. ibid. 16. Bd. 1890.
  - 18) H. WEGMANN — 1884 — Contributions à l'histoire naturelle des Haliotides. Arch. Z. exper. (2) Tome 2.
-

- 19) EDW. OSLER — 1832 — Philos. Transact. p. 497.
- 20) PATRICK GEDDES — 1879 — On the mechanism of the odontophore in certain Mollusca, in: Trans. Zool. Soc. London, Vol. 10, Part 11.
- 21) HUXLEY — 1853 — On the Morphology of the Cephalous Mollusca, as illustrated by the Anat. of cert. Heterop. and Pteropod. — Phil. Trans. of Roy. Soc. London. Vol. 143 Part I.
- 22) LEBERT und BOBIN — 1846 — Kurze Notiz über allgem. vergl. Anat. niederer Tiere. MÜLLER's Archiv s. 120.
- 23) E. ROHDE — 1885 — Die Muskulatur der Chaetopoden. Zool. Beitr. Schneider I. Bd. 3. Heft.
- 24) E. BALLOWITZ — 1892 — Ueber den feineren Bau der Muskelsubstanzen. 1. Die Muskelfaser der Cephalopoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIX.
- 25) J. WACKWITZ — 1892 — Beiträge zur Histol. der Molluskenmuskulatur, speziell der Heteropoden und Pteropoden. Zool. Beiträge, Bd. III, Heft 3.

## Tafelerklärung.

## Tafel V und VI.

Fig. 1. *Buccinum undatum* L. Verg. ca.  $\times 2$  —. Dorsale Ansicht. Die Nackenhaut und die Rüsselscheide sind aufgeschnitten und auf beiden Seiten zurückgeschlagen. Rüssel in völlig eingezogenem Zustande. *cm* = Verdickung der cirkulären Muskelschicht der Rüsselscheide, *f* = Fuß, *kw* = Körperwand, *oe* = Oesophagus, *pv* = parieto-vaginale Muskelfasern, *r* = Rüssel, *RR*<sub>1</sub> = die beiden seitlichen größeren Retraktoren, *ret* = die kleineren Retraktoren, *rs* = Rüsselscheide, *rst* = Rhynchoström.

Fig. 2. *Bucc. undat.* ca.  $\times 2$  —. Dorsale Ansicht. Der ausgezogene Rüssel ist dorsal aufgeschnitten und die Rüsselwand seitlich umgelegt. Die Nackenhaut ist teilweise umgeklappt, teilweise entfernt. *cm* = cirkulärer Muskel der Rüsselscheide, *f* = Fuß, *lm* Längsmuskulatur der Rüsselwand, die in die Retraktoren übergeht, *oe*, *oe'* = Oesophagus, *ph* = Pharynx, *phr* = Pharynxretraktoren, *prph* = Pharynxprotraktor, *pv* = parieto-vaginale Muskelfasern, *r* = Rüsselretraktoren, *rad* = Radula, *rh* = Rhynchodaeum, *rm* = parieto-oesophagale Muskelfasern, *rs* = Rüsselscheide, *lsp*, *rsp* = linke und rechte Speicheldrüse, *spg* = Speichelgang.

Fig. 3. *Nassa reticulata* LAM. ca.  $\times 40$  —. Querschnitt durch den Rüssel. Sublimat; Pikrolithiumkarmin. *cf* = cirkul. Fasern der Darmmuskularis, *ch* = inneres Blatt der Radulascheide, *h* = hyaline Mucosa, *lf* = long. Fasern der Darmmuskularis, *lm* = Längsmuskelschicht der Rüsselwand, *oe* = Oesophagus, *oee* = Oesophagusepithel, *or* = oberer Teil der Radula, *pm*, *phm* = Pharynxmuskulatur, *po* = parieto-oesophagale Muskelfasern, *r* = unterer Schenkel der Radula, *re* = Rüsselepithel, *rh* = Rüssel-(d. h. Leibes)höhle, *rn*, *rn'*, *rn''* = Rüsselnerven, *rs* = äußeres Blatt der Radulascheide, *sd* = Speichelgänge, *sk* = Zungenknorpel.

Fig. 4. *Nassa retic.* ca.  $\times 300$  —. Sublimat, GRÜN. alk. Boraxkarm. Querschnitt durch die Rüssel- und Oesophaguswand im vorderen Teil des Rüssels. *c* = Cuticula, *def* = cirk. Fasern der Darmmuskularis, *de* = bewimpertes Darmepithel, *dlf* = long. Fasern der Darmmuskularis, *h* = hyaline Mucosa der Darmwand, *hs* = Mucosa des Rüsselintegumentes, *k* = Kerne der Darmmuskeln, *kh* = Leibes-

höhle (Rüsselhöhle), *mb* = Membrana basilaris, *re* = Rüsselepithel, *rcm* = zirkuläre Muskelschicht der Rüsselwand, *rlm* = long. Muskelschicht der Rüsselwand, *rmf* = radiale Muskelfasern (parieto-oesophageale Muskelfasern), *sd* = Schleimdrüsen, deren Kerne sich mittelst Boraxkarmin allein färben.

Fig. 5. *Nass. retic. ca.*  $\times 300$  —. Sublimat, Hämäteina-Alaun. Querschnitt durch die Rüsselwand. *asm* = äußere schräge Muskelschicht, *bm* = Basalmembran, *cm* = Ringmuskelschicht, *cu* = Cuticula, *dg* = Drüsengang, *dk* = Drüsenkörper, *hy* = Mucosa, *ism* = innere schräge Muskelschicht, *lm* = Längsmuskelschicht, *Re* = Rüsselepithel, *rh* = Rüsselhöhle, *s* = Schleimsekret, welches aus dem Drüsengang hervorquillt.

Fig. 6. *Nass. ret. ca.*  $\times 300$  —. Sublimat, Gren. alk. Boraxkarm. Die Schleimdrüsen nach einem Hämäteina-Alaunpräparat gezeichnet. Querschnitt durch das Nackenintegument und die Rüsselscheide. *bm* = Basalmembran, *hy* = Mucosa, *klm* = long. Muskelschicht des Nackenintegumentes. *kcm*, *kcm'* = cirk. Muskelschicht des Nackenintegumentes, *kcu* = Cuticula des Körperepithels *ke*, *lh* = Leibeshöhle, *pvm* = parieto-viscerale Muskelfasern, *scm* = cirk. Muskelfasern der Rüsselscheide, *scu* = Cuticula des Rüsselscheideepithels *se*, *slf* = long. Muskelfasern der Rüsselscheide, *ss* = Schleimzellen der Rüsselscheide.

Fig. 7. *Nass. ret. ca.*  $\times 70$  —. Sublimat, Hämäteina-Alaun. Längsschnitt durch das vordere Ende des Rüsselintegumentes (Lippen). *a* = äußere Seite des Rüssels, *b* = Seite gegen die Mundhöhle, *ag* = Ausführungsgänge der Schleimdrüsen, *cu* = Cuticula des Rüssel-epithels, *cmf* = cirkul. Muskelfasern, *lmf* = Längsmuskelfasern, *rmf*, *rmf'* = radiäre Muskelfasern (parieto-vaginale Muskelfasern) *sd* = Schleimdrüsen.

Fig. 8. *Nass. ret. ca.*  $\times 530$  —. Sublimat, Gren. alk. Boraxkarm., Querschnitt durch das Darmepithel, am Anfang des Oesophagus. *bm* = Basalmembran, *Cu* = dicke geschichtete Cuticula, *de* = Darmepithel.

Fig. 9 wie Fig. 8. — Cuticula dünner.

Fig. 10 wie Fig. 8. — *ci* = Cilien.

Fig. 11 wie Fig. 10.

Fig. 12. *Nass. ret. ca.*  $\times 530$  —. Sublimat, Gren. alk. Boraxkarm. Querschnitt durch die Darmwand, von der Strecke zwischen der hinteren Umbiegungsstelle und dem Schlundringe. *bm* = Basalmembran, *bs* = Becherzelle, deren Schleim sich mit Boraxkarm. nicht tingiert, *cm* = cirk. Darmmuskulatur, *de* = bewimpertes Darmepithel, *lm* = long. Darmmuskulatur.

Fig. 13. *Nass. ret. ca.*  $\times 300$  —. Subl., Haem.-Al. Querschnitt durch die Oesophaguswand. *bm* = Basalmembran, *cm* = cirk. Muskelschicht, *e* = Darmepithel, *g* = Drüsengang, *lm* = long. Darmmuskelschicht, *rm* = Radulafasern, *sch* = Drüsenkörper.

Fig. 14. *Nass. ret. ca.*  $\times 300$  —. Subl., Boraxkarm. Querschnitt durch den Speichelgang. *cm* = Muskelschicht, *e* = bewimpertes Epithel.



Fig. 15. Nass. ret. ca.  $\times 660$  —. Osmiumsäure. Längsschnitt durch eine Muskelfaser des Pharynx. *f* = Fibrillensubstanz, *sp* = Sarkoplasma mit darin enthaltenen Kügelchen *k*, *n* = Kern.

Fig. 16. Nass. ret.  $\times 1000$  —. Osmiums. Querschnitt durch einen Pharynxmuskel. *f* = Fibrillen, *k* = Körnchen, *n* = Kern, *s* = Sarkoplasma, *ss* = Zwischensubstanz, *sws* = sich mit Osmiumsäure dunkler färbende Zwischensubstanz.

Fig. 17. Nass. ret. ca.  $\times 560$  —. Sublimat, Haem.-Alaun. Querschnitt durch einen Pharynxmuskel. Die einzelnen Fasern liegen isoliert. Die Zwischensubstanz hat sich gespalten. *f* = Fibrillen, *s* = Sarkoplasma, *sp* = Spalten.

Fig. 18. Nass. ret.  $\times 1000$  —. Chromsäure, Pikrolithiumkarmin. Querschnitt durch die in Fig. 3 mit *pm* bezeichnete Pharynxmuskulatur. *f* = Fibrillen, *gs* = gekörntes Sarkoplasma, *hf* = homogene Fibrillensubstanz.

Fig. 19. Nass. ret.  $\times 1$  —. Ganzes Individ. von oben gesehen. Nackenintegument und Rüsselscheide aufgeschnitten, Mantel entfernt. *e* = Eingeweidesack, *m* = Mantel, *r* = Rüssel, *ret* = Rüsselretraktoren, *rs* = Rüsselscheide, *spm* = Spindelmuskel *st* = Rhynchostom, *sNh* = zurückgelegte Nackenhaut.

Fig. 20. Cassidaria echinophora LAM.  $\times 1$  —. Dorsale Ansicht. *o* = Oesophagus an seiner Umbiegungsstelle, *p* = Penis, *r* = Rüssel, *rs* = Rüsselscheide, *ret* = Retraktoren, *sd* = Speicheldrüsen.

Fig. 21. Murex trunculus.  $\times 1$  —. Dorsale Ansicht. *o* = Oesophagus, *r* = Rüssel, *rf* = parieto-vaginale Muskelfasern, *re* = Retraktoren.

Fig. 22. M. brandaris L.  $\times 1$  —. Bez. wie in Fig. 21.

# Beiträge zur Kenntniss der Exkretionsorgane von *Nephelis vulgaris*.

Von

Dr. phil. **Arnold Graf.**

(Aus dem zoologischen und vergleichend-anatomischen Laboratorium  
beider Hochschulen in Zürich.)

Mit Tafel VII—X.

---

Vorliegende Arbeit bringt die Resultate von Untersuchungen, welche ich im Laboratorium der Universität Zürich im Oktober 1892 begonnen und im April 1893 zum Abschluß gebracht habe.

Das wichtigste Ergebnis der Untersuchung ist, daß wir außer den Nephridien noch andere Organe, die exkretorische Funktion besitzen, anzunehmen haben. Außerdem war es nötig, eine genaue histologische Untersuchung der Nephridien anzustellen, da die Angaben über diese Organe bei den verschiedenen Autoren oft geradezu widersprechend sind. Manche Punkte, welche noch unklar sind, werden nur durch die vergleichend-anatomische und embryologische Forschung aufgeklärt werden.

Ich gestatte mir noch, an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. LANG, sowie Herrn Dr. K. FIEDLER meinen wärmsten Dank für ihre freundliche Unterstützung bei meiner Untersuchung auszusprechen.

---

## Methoden.

Der Gegenstand der Untersuchung war *Nephelis vulgaris* in kleinen und größeren Exemplaren von 1—5 cm Länge.

Da es wichtig ist, daß wir uns möglichst von Täuschungen, hervorgerufen durch künstliche Strukturen, frei zu machen suchen, so habe ich eine ganze Reihe von Fixierungsmitteln angewendet,

um die Tiere für die Einbettung vorzubereiten. Der Vergleich der erhaltenen Serien einerseits, und andererseits der Vergleich mit den Geweben am lebenden Tiere wird uns dann wohl vor Täuschungen bewahren.

Meine Abtötungs- und Fixierungsmittel waren:  $\frac{1}{3}$ -proz. Chromsäure,  $\frac{1}{100}$ -proz. Chromsalpetersäure mit darauf folgender  $\frac{1}{2}$ -proz. Chromsalpetersäure, Pikrinsäure, Pikrinsalpetersäure, Pikrinschwefelsäure und Sublimat. Eine andere Reihe von Serien bekam ich durch Abtötung der Tiere mit einem filtrierten Dekokt von Tabak und darauf folgende Fixierung in den oben erwähnten Flüssigkeiten. Die besten Serien bekam ich durch die direkte Fixierung mit Chromsäure oder Chromsalpetersäure. Eine sehr instruktive Serie wurde durch Tötung mit Tabakdekot und darauf folgende Fixierung mit Pikrinsäure erhalten. Ganz unbrauchbare Serien ergab nur das Sublimat.

Die Tiere wurden darauf mit Pikrokarmin oder Hämalun durchgefärbt und auf die gewöhnliche Weise in Paraffin eingebettet. Es wurden etwa 80 Längs-, Quer- und Horizontalschnittserien durch ganze Tiere gemacht, von denen ich aber nur 15 zu meinen Untersuchungen verwenden konnte. Die Schnittdicke betrug 3—9  $\mu$ .

Am lebenden Tiere habe ich, mit der Lupe (aber auch mit unbewaffnetem Auge) gegen das Sonnenlicht gesehen, die Blutgefäße und das Strömen des Blutes sehr schön beobachten können. An frischen Zupfpräparaten konnte ich mit großer Leichtigkeit die Lymph- und Chloragogenzellen histologisch studieren, nicht aber die anderen Gewebe.

Ich habe außerdem einige Dutzend lebender Tiere entweder in  $\frac{1}{50}$ -proz. Methylenblaulösung oder  $\frac{1}{100}$ -proz. Alizarinblau-mischung mit Wasser gelegt und dann lebend unter dem Mikroskope beobachtet. Dazu eignen sich besonders gut die kleinen durchsichtigen Tiere.

### Das Exkretionssystem von Nephelis.

Die Exkretionsvorgänge spielen sich bei Nephelis in zwei Systemen ab, in den Nephridien (Schleifenorganen, Segmentorganen) und in den Chloragogenzellen. Im ersten Abschnitte will ich die Nephridien, im zweiten die Chloragogenzellen histologisch-anatomisch behandeln. Ein dritter soll uns die Beziehungen, welche die zwei Systeme

untereinander aufweisen, darstellen, und im vierten Abschnitt will ich den Versuch machen, das Exkretionssystem von *Nephelis* in Vergleich zu bringen mit dem der übrigen Hirudineen und der Oligochäten.

## I. Das Nephridium.

Die Nephridien waren der Gegenstand eifriger und wiederholter Forschung. Die grundlegenden Thatsachen wurden aber erst von LEYDIG bekannt gegeben (1849), denen sich G. BOURNE (1880, 1882, 1884) in seinen wichtigen und ausgedehnten Untersuchungen an der ganzen Gruppe der Hirudineen anschloß.

Auf die Angaben dieser und vieler anderer Autoren werde ich im Laufe der Untersuchung zurückkommen.

Die Nephridien liegen in 14 Paaren metamerisch angeordnet in den mittleren und hinteren Segmenten des Körpers. Sie weisen 3 Abschnitte auf: eine Endblase (Vesicula), einen Drüsenabschnitt (Glandula) und einen Wimpertrichter (Infundibulum). Die vordersten 3 Paare Nephridien besitzen keinen Wimpertrichter.

### a) Die Endblase.

Die Endblase stellt eine, bei den verschiedenen Hirudineen verschieden geräumige, blasenförmige Einstülpung des Ektoderms (BERGH) dar. So ist dieselbe bei der Gattung *Haemadipsa* (WHITMANN) sehr groß, bei *Hirudo*, *Aulastoma*, *Haemopsis* geräumig, bei *Nephelis* und *Trochaeta* verhältnismäßig klein, und zeigt bei *Clepsine* und *Hemicleipsis* (BOLSIUS, VEJDovsky) ein Minimum der Größe.

Die Wandung der Endblase besteht aus einem Epithel und wird nach erfolgter Entleerung derselben in Falten gelegt.

Über die Lage der Endblasen läßt sich sagen, daß sie, jederseits 14 an der Zahl, seitlich ventral liegen, und ihre Ausführungsgänge immer ventral hinter dem fünften Ring eines Metameres an der Körperoberfläche münden (Taf. VII, Fig. 1 *Oe*<sub>2</sub>). Der Centralkanal des drüsigen Abschnittes tritt mit dem Lumen der Endblase an einer Stelle in Verbindung, welche dem Ausführungsgang nicht gegenüberliegt, sondern um etwa  $\frac{1}{4}$  des Umfanges der Blase von demselben entfernt ist.

In Taf. IX, Fig. 11 sieht man an einem Anschnitte der Endblase sowohl die Einmündung der Nephridialdrüse (*Ne*) als auch den Ausführungsgang (*Ag*) seiner ganzen Länge nach.

Das Epithel der Endblase besteht aus kleinen Zellen, welche einen Kern in ihrer Mitte erkennen lassen. Die Form der Zellen ist kubisch. Bei stark gefüllter Blase halten sie die Mitte zwischen kubischen und Pflasterepithelzellen, bei entleerter Blase sind sie durch den Seitendruck cylindrisch verlängert (Taf. IX, Fig. 10 u. 11 *ep*).

Die gegen das Lumen der Blase gekehrte Oberfläche der Zellen trägt ein reiches Cilienkleid. Die Cilien sind lang, sehr dünn und jedenfalls äußerst beweglich, was man der wellenförmigen Biegung an den Präparaten ansieht (Taf. VIII, Fig 7 *Ci*, Taf. IX, Fig. 10 u. 11 *Ci*). BOURNE und VEJDOVSKY haben die Cilien als außerordentlich kurz und starr beschrieben.

Es ist dies auf das starke Gerinnen des Plasmas bei Einwirkung der Chromsäure zurückzuführen. In allen Serien, welche ich von mit Chromsäure getöteten Tieren besitze, habe ich das Verhalten, wie BOURNE es beschreibt, vorgefunden.

BOLSUS leugnet das Vorhandensein von Cilien in der Endblase aller von ihm untersuchten Hirudineen (Litt. 4, 5, 6). Da er mit Quecksilberverbindungen (GILSON'sche Lösung) fixierte, so glaube ich, nach meinen eigenen Sublimatpräparaten zu urteilen, daß die Cilien stark gequollen sind, vielleicht ganz zerstört wurden, und als eine strukturlose Masse den Epithelzellen aufliegen. Dies wären dann die sogenannten Vorsprünge der Epithelzellen in die Endblase.

Auch ich habe nur in einer einzigen Serie von *Nepheleis* die Cilien zu Gesicht bekommen, da aber auch in aller wünschbaren Schönheit. Die Serie wurde durch Töten des Tieres in Tabakdekot und darauf folgende Fixierung in Pikrinsäure erhalten. BERNARD (in LANG, „Text-Book of comparative Anatomy“, London 1891) hat bei *Hirudo* das Vorhandensein von Cilien in der Endblase konstatiert, welche Beobachtung ich vollauf bestätigen kann (Taf. VIII, Fig. 8 *Ci*).

Dem Epithel der Endblase liegt netzförmig eine Muskelschicht auf (wie schon BOURNE [Litt. 18] gesehen), welche die Kontraktion der Blase bedingt. BOLSUS leugnet das Vorhandensein von Muskulatur mit Unrecht (Taf. VIII, Fig. 7 *m*, Taf. IX, Fig. 10 u. 11 *m*).

Bei *Hirudo* hat die Blase selbst keine Muskulatur, sondern es ist am Ausführungsgang ein Sphincter vorhanden. Diesen Sphincter hat BOLSUS (s. Litt. 4 u. 6) zuerst entdeckt, giebt aber eine so schematische Figur dafür, daß ich denselben hier auf Taf. VIII, Fig. 8 nach meinen Präparaten abbilde. *Eb* ist ein Teil

der nicht ganz gezeichneten Blase, *ep* das Pflasterepithel der Endblase von *Hirudo*, *Ci* die Cilien, *Epid* die Epidermis. Wir sehen nun zwischen Epidermis und Endblase den Ausführungsgang sich zu einer kleinen Blase erweitern, der Sphincterblase (*Sp. B*). Letztere kommuniziert mit der Endblase durch den, dort sehr engen Ausführungsgang, um welchen herum eine mächtige Ringmuskelschicht entwickelt ist (*rm*<sub>1</sub>). Das andere Stück des Ausführungsganges, vermittelt dessen die Sphincterblase mit der Außenwelt kommuniziert, ist gleichfalls von einer mächtigen Ringmuskulatur umgeben (*rm*<sub>2</sub>). Außerdem liegen der Sphincterblase selbst einzelne Ringmuskulzellen auf (*rm*<sub>2</sub>). Wir haben hier also einen doppelten Sphincter.

Die Epithelzellen der Sphincterblase tragen keine Cilien (*epS*). Der Endblase selbst liegen bei den Tieren Capillaren auf (Taf. VIII, Fig. 8 *cap*, Taf. IX, Fig. 10 *cap*).

In seiner ersten Arbeit (s. Litt. 14) spricht BOURNE die Ansicht aus, die Endblase sei eine Erweiterung des Centralkanal des Nephridiums. Da er nun selbst den Centralkanal als intracellulär auffaßt, so ist es mir unerklärlich, wie er die mit Epithel ausgekleidete und inwendig cilientragende Endblase als Erweiterung desselben ansehen konnte. Die Endblase ist als eine Einstülpung des Ektoderms zu betrachten, deren Verbindung mit dem sich selbständig anlegenden Drüsenkörper des Nephridiums erst später erfolgt, wie dies BERGH (Litt. 2) nachweist<sup>1)</sup>.

## b) Die Drüse.

Man kann den drüsigen Abschnitt des Nephridiums als einen Zellkörper auffassen, welcher bei außerordentlicher Länge einen sehr geringen Querschnitt hat, also mit einem Faden zu vergleichen ist.

Dieser Zellkörper wird seiner ganzen Länge nach von einem Kanal durchbohrt, durch welchen die Exkretionsstoffe in die Endblase befördert werden.

Die histologischen Verhältnisse haben zu verschiedenen Ansichten Anlaß gegeben. Wir sind zuerst geneigt, bei Betrachtung des Querschnittes durch den Drüsenkörper, denselben als den Querschnitt durch eine Zelle aufzufassen, wobei uns zwar die enorme Größe solch einer Zelle auffällt. In der That haben OSKAR

1) Außerdem BÜRGER (Litt. 40).

SCHULTZE (s. Litt. 32), VEJDOVSKY (s. Litt. 34) und BOLSIUS (s. Litt. 4, 5, 6) die Drüse des Nephridiums von *Nepheleis* und *Clepsine* als eine Reihe von perlschnurartig aneinander gereihten Zellen beschrieben. Es ist aber schon O. SCHULTZE (Litt. 32) und LANG (Litt. 18) aufgefallen, daß außer einzelnen großen Kernen in solch einer Nephridialzelle noch mehrere kleinere Kerne vorkommen, und O. SCHULTZE giebt in seiner Abbildung Fig. 21 (Litt. 32) ein sehr bezeichnendes Beispiel hierfür.

Ich habe diese Thatsache auf fast allen meinen Quer- und Längsschnitten durch das Nephridium von neuem konstatieren können (Taf. VIII, Fig. 1, 4 u. 6 *k*, und Taf. IX, Fig. 2, 3, 5 u. 6 *k*). Außerdem sehen wir auf Schnitten durch den Nephridialdrüsenkörper große Kerne mit Kernkörperchen und Chromatinsubstanz in Form von Granulationen. Diese großen Kerne (Taf. VIII, Fig. 1, 5, 6 *K*, und Taf. IX, Fig. 2, 3, 5, 6 *K*) zeigen ovale Form und sind gewöhnlich mehrere in einer sogenannten Nephridialzelle enthalten. Die außer diesen vorkommenden kleinen Kerne (von etwa fünfmal kleinerem Durchmesser als die großen) sind rund, haben Kernkörperchen und sind immer in größerer Anzahl auf einem Querschnitt vorhanden. Diese Vielkernigkeit ist äußerst auffallend, und man könnte, schon darauf allein gestützt, auf einen multicellulären Aufbau der Drüse schließen.

BOLSIUS spricht sich in aller Bestimmtheit gegen diese Ansicht aus und stützt seine Anschauung, daß die Drüse eine Zellreihe darstellt, einzig auf seinen Befund, daß immer nur ein, in sehr seltenen Ausnahmefällen zwei Kerne in einer Zelle vorkommen. Mit dem gegenteiligen Befund fällt zugleich die Ansicht BOLSIUS' dahin.

Es kommt aber noch eine andere Thatsache hinzu, welche an der Vielzelligkeit der Drüse keinen Zweifel mehr walten läßt. In einzelnen Fällen konnte ich noch einige der ursprünglichen, sonst verwischten Zellgrenzen sehen (Taf. VIII, Fig. 4, 6 *gr*, und Taf. IX, Fig. 7 *gr*). — Der ganze Zellkörper ist von einer äußerst feinen Membran umgeben. Das Plasma der Zellen zeigt eine feine Streifung, welche an der äußeren Peripherie am schönsten zu sehen ist, und auf welche ich weiter unten noch zu sprechen kommen werde.

Der ganze Zellkörper ist von einem Kanalsystem durchzogen, in welchem wir zwei Hauptabschnitte erkennen, den Centralkanal und die verzweigten Seitenkanälchen. Der Centralkanal durchzieht die Drüse ihrer ganzen Länge nach und besitzt eine struktur-

lose Cuticula (Taf. VIII, Fig. 5 *Me*, Taf. IX, Fig. 1, 2, 4, 5, 7 *Me*). Die Frage, ob der Centralkanal (Taf. VII *C*, Taf. VIII, Fig. 1, 2, 3, 4, 5, 6 *C*, Taf. IX, Fig. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 *C*) intra- oder intercellulär sei, ist bei *Nephelis* jedenfalls außerordentlich schwer zu entscheiden, da die Membranen der den Drüsenkörper zusammensetzenden Zellen zum größten Teile verwischt sind, wir also nicht erkennen können, ob der Centralkanal eine Centralzelle durchbohrt, oder ob er von Zellen umgeben ist. Es könnte da vielleicht die Untersuchung der Jugendstadien der Tiere Aufschluß geben.

Außer dem Centralkanal besitzt die Drüse noch ein sehr reiches System feiner, verästelter, intracellulärer Kanälchen. Diese sind der Form nach etwa mit dem Ast- und Zweigwerk von Bäumen zu vergleichen, deren Stamm aus dem Centralkanal herauswächst. Solch ein Kanalbäumchen besitzt also einen Sammelkanal, der gewöhnlich in senkrechter Richtung in den Centralkanal eintritt (Taf. VII, Fig. 1 *can*, Taf. VIII, Fig. 3 *can*). Dieser Sammelkanal verzweigt sich in mehrere Seitenkanäle, die sich ihrerseits wieder verzweigen und feinste Kanälchen an die Peripherie der Drüse abgeben. Solche Bäumchen habe ich abgebildet in Taf. VII, Fig. 1 *can* (schematisch), Taf. VIII, Fig. 3 u. 5 *can*, und Taf. IX, Fig. 1, 2, 3 u. 4 *can*.

An diesen Kanälchen habe ich keine Cuticula nachweisen können. Da diese Kanälchen dicht aneinander den ganzen Zellkörper nach jeder Richtung hin durchsetzen, ja an der Peripherie oft geradezu nebeneinander liegen (Taf. VIII, Fig. 4 *can*), so muß ich dieselben als intracelluläre Kanäle ansprechen. Jedenfalls hätte keine Zelle zwischen ihnen Platz.

Die außerordentliche Gedrängtheit dieser Kanälchen an der Peripherie läßt überdies der Vermutung Raum, daß die oft beschriebene Streifung des Plasmas auf der verschiedenen Lichtbrechung dieser Kanälchen und des sie umgebenden Plasmas beruhe. — Ich möchte an dieser Stelle noch davor warnen, die Querschnitte der Kanälchen mit den kleinen, oben beschriebenen Kernen, denen sie sehr ähnlich sehen, zu verwechseln.

Mit Sicherheit kann man die Kerne nur an dem dunklen Kernkörperchen erkennen. Ich führe auf diesen Umstand den negativen Befund *BOLSUS'* zurück, welcher wahrscheinlich viele kleine Kerne gesehen hat, sie aber für Kanälchenquerschnitte hielt.

Es fällt uns die Thatsache auf, daß wir bei Betrachtung von Querschnitten durch die Drüse dieselbe nicht immer von einem,



sondern in vielen Fällen von 2 oder 3 Centralkanälen scheinbar durchbohrt finden. Hin und wieder sind sogar 4 Kanäle vorhanden (Taf. VIII, Fig. 1, 3, 4, 5, 6 C, Taf. IX, Fig. 2, 3, 4, 5, 6 C). C. SCHULTZE hat dies dahin erklärt, daß sich einzelne Abschnitte des Drüsenfadens aneinander legen, und wir also den Centralkanal an 2, oft 3 verschiedenen Stellen zugleich auf einem Schnitt treffen. BOLSIUS dagegen hat geglaubt, bei Nephelis ein äußerst merkwürdiges Verhalten annehmen zu müssen (Litt. 4, 6).

Er beschreibt dies folgendermaßen: In der innersten (also obersten) Zelle der Drüse finden wir ein Bäumchen von intracellulären Kanälchen, dessen Zweige sich zu einem Centralkanal vereinigen, welcher unverzweigt die ganze Zellreihe der Drüse bis zur dritten Zelle vor der Endblase durchbohrt.

In der vorletzten Zelle der Drüsenzellreihe findet sich ein zweites solches Bäumchen, welches einem zweiten Centralkanal die Entstehung giebt, der gesondert von dem ersten, ebenfalls unverzweigt die ganze Zellreihe durchbohrt, um sich in der dritt-vordersten Zelle mit dem ersten Kanal zu vereinigen und in die zweitvorderste Zelle zu streichen, wo dann die Verbindung mit einem dritten Centralkanal, der auf gleiche Weise wie die anderen zwei aus der drittobersten Zelle seinen Ursprung nimmt, zu stande kommt.

Diese drei vereinigten Kanäle streichen dann als Sammelkanal durch die erste Zelle und treten mit dem Lumen der Endblase in Kommunikation.

Bei Clepsine soll außerdem jede Zelle an beiden Seiten 3 Fortsätze besitzen, die mit denen der vorangehenden und folgenden Zellen verbunden sind und je einem Centralkanal den Durchgang gewähren. In Ausnahmefällen sollen nur 2 Fortsätze vorhanden sein, wobei dann 2 Kanäle durch einen Fortsatz ziehen müssen.

Ich kann mich dieser Ansicht nicht anschließen, denn die Fälle, wo man einen oder zwei Kanäle in einem Drüsenquerschnitt sieht, sind sehr häufig und kommen an verschiedenen Abschnitten des Drüsenkörpers vor. Nach der BOLSIUS'schen Darstellung sollten aber nur 2 Zellen, nämlich die erste und die letzte, von nur einem Gang, und wieder nur 2 Zellen, die zweite und die zweitletzte, von 2 Centralkanälen durchbohrt sein. Dies ist nicht der Fall. Zweitens sollte nach BOLSIUS nur in 3 Zellen ein Bäumchen von Endkanälchen vorhanden sein, während ich an meinen Serien es für fast unmöglich fand, die Menge dieser Bäum-

chen in einem Nephridium zu zählen. Sie münden von allen Seiten, in den verschiedensten Teilen des Drüsenkörpers in den Centrankanal. Auf Taf. IX, Fig. 1, 2, 3 sind drei aufeinander folgende Schnitte gezeichnet. In Fig. 2 ist der ganze Querschnitt mit den 3 Centrankanälen  $C_1$ ,  $C_2$ ,  $C_3$  bei einer Vergrößerung von 900 gezeichnet, in Fig. 3 der darauf folgende Schnitt bei 450facher Vergrößerung und in Fig. 1 nur der Centrankanal  $C_1$  des vorangehenden Schnittes (Vergrößerung 900). Wir sehen da sehr schön, wie verschiedene Endbäumchen einmünden, und in Fig. 3 haben wir eine Umbiegungsstelle, wo sich  $C_1$  mit  $C_2$  auf dem Schnitt vereinigt. In Fig. 4, Taf. IX, zählen wir nicht weniger als 6 Bäumchen (darunter ein gewaltig großes) auf einem Schnitt in den Centrankanal einmünden, und dies ist ein Schnitt aus ungefahr der Mitte des Drüsenkörpers.

Ich bin der Ansicht, welche schon SCHULTZE ausspricht, daß wir hier einen Zellkörper vor uns haben, dessen einzelne Abschnitte sich aneinander legen. Nur muß ich annehmen, daß dabei die Zellen an den Berührungsstellen verschmelzen. Ich habe auf Taf. X, Fig. 2, 3, 4 die Umrisse dreier aufeinander folgender Schnitte durch die Drüse gezeichnet, welche eine Umbiegungsstelle zeigen, wo der eine Drüsenabschnitt mit dem Centrankanal sich von dem Verband, den er mit einem anderen Abschnitt eingegangen hat, löst und bei  $c$  mit nur einem Gang erscheint, während wir in den beiden anderen Figuren glauben, wir hätten 2 Zellen vor uns, die von je 3 Gängen durchbohrt sind.

BOURNE sagt merkwürdigerweise über diese Verhältnisse bei *Nephelis* gar nichts in seiner, sonst so ausführlichen Arbeit (s. Litt. 18), als daß das Nephridium von *Nephelis* demjenigen von *Hirudo* sehr ähnlich sehe. Wir können ja allerdings nach diesen Befunden von einer großen Ähnlichkeit im anatomischen Sinne sprechen, aber in Bezug auf die äußere Gestalt ist wohl das Nephridium von *Nephelis* dem der übrigen Gnathodelliden unähnlich.

Für das Nephridium von *Clepsine* beansprucht BOURNE eine sehr auffallende Struktur. Er sagt, die Drüse von *Clepsine* bestehe aus einer Reihe von Zellen, welche in einzelnen Abschnitten in sich selbst zurückkehrt, und nicht nur einmal, sondern zweimal, so daß wir in einem Abschnitte der Drüse eine Zellreihe hätten, deren Zellen 2 andere vollständige Zellen mit Membran und Kern enthielten, und alle 3 ineinander geschachtelte Zellen wären jede von einem intracellulären Kanal durchbohrt.

Ich konnte trotz aller Mühe keine andere Bedeutung der Worte BOURNE's dafür finden. Dies wäre wohl ein ganz unerklärlich merkwürdiges Verhalten, aber ich zweifle sehr, nach allem, was in der Litteratur angegeben wird und was ich selbst gesehen, an der Richtigkeit dieser Beobachtung, ohne mich von vornherein der Ansicht BOLSIVS', welcher diese Annahme BOURNE's verwirft und statt dessen oben erwähnte Organisation bei Clepsine angiebt, anzuschließen.

### Der Wimpertrichter.

Der Wimpertrichter der Hirudineen war oft schon der Gegenstand eifriger Forschung und gab zu den mannigfaltigsten Meinungsverschiedenheiten Anlaß.

So hat BOURNE (Litt. 14) 1880 denselben bei den Gnathobdelliden nicht finden können. ARNOLD LANG (Litt. 28) findet 1881 den Trichter bei Rhynchobdelliden und Nephelis. OSKAR SCHULTZE (Litt. 32) findet ihn 1883 bei keiner Art, VEJDOVSKY (Litt. 34) meint in demselben Jahr, ein Trichter käme nur bei Jugendstadien vor. 1884 findet BOURNE (Litt. 18) den Trichter bei allen von ihm beschriebenen Hirudineen, was von SHIPLEY (Litt. 33) 1888 bestätigt wird. BOLSIVS endlich leugnet 1891 das Vorhandensein eines Trichters gänzlich und hält die dafür gehaltenen Organe für Blutdrüsen (Litt. 7).

Ich habe die von BOLSIVS mit dem Namen „cilientragende Organe“ bezeichneten Körper aufgefunden und zweifle nicht daran, daß sie trotz der negierenden Ansicht BOLSIVS' den Wimpertrichter repräsentieren.

Diese Organe liegen in großen Blutblasen, „Ampullen“ nach JACQUET (Litt. 22), welche Abschnitte des Cöloms<sup>1)</sup> darstellen. Auf die Beschreibung der Ampullen werde ich in dem Abschnitt über Chloragogenzellen eingehen.

Der Wimpertrichter von Nephelis besteht aus 2 Teilen, einer Wimperkrone und einer blasenförmigen Erweiterung. BOURNE (Litt. 18) hat dies ganz richtig beschrieben.

Die Wimperkrone besteht aus einer wechselnden Anzahl von Zellen, die beim erwachsenen Tier in 2 Lappen ausgezogen sind.

BOLSIVS (Litt. 7) hat diesen Teil des Trichters, wenn auch unter anderem Namen, so genau und eingehend beschrieben, und ich bin auch so vollständig einverstanden mit seinen Resultaten,

---

1) BÜRGER (Litt. 40), Die Seitenhöhlen sind die direkten Abkömmlinge der Ursegmenthöhlen.

daß ich in eine genaue Beschreibung nicht eingehe, sondern auf das Werk BOLSUS' „Les organes ciliés des Hirudinées (Cellule, Tome VII, 1891) verweise.

Zur Übersicht führe ich nur an, daß diese Kronenzellen um ein centrales Lumen rosettenförmig angeordnet sind und an ihrem oberen freien Rand und an der dem Lumen zugekehrten Seite mit langen, beweglichen Cilien ausgestattet sind (Taf. VIII, Fig. 9 *La*, Taf. IX, Fig. 14 [ $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ,  $\delta$ ] und Fig. 15 [ $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ]). In der Mitte der Zellen liegt ein Kern. In den meisten Fällen bekam ich die Cilien nicht zu Gesicht. Ich habe in Fig. 9, Taf. X, *C* einen Fall, wo ich die Cilien sah, abgebildet.

Was die Anzahl dieser Kronenzellen anbetrifft, so ist sie wechselnd, jedoch nicht, wie BOLSUS behauptet, immer eine ungerade, sondern bald ist die Zahl gerade, bald ungerade. Die ersten 2 Trichterkrone, welche ich untersuchte, wiesen beide 8 Kronenzellen auf. Ich habe beide Serien auf Taf. IX, Fig. 14 ( $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ,  $\delta$ ) und Fig. 15 ( $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ) abgezeichnet, wo man leicht nach der Zahl der Kerne die Zellenzahl bestimmt.

Die blasenförmige Erweiterung (Taf. X *BE*), welcher die Wimperkrone aufsitzt, ist gewöhnlich derart mit Kernen, Lymphzellen, koaguliertem Blut etc. angefüllt, daß die Bilder, welche wir auf Schnitten erhalten, äußerst schwer zu deuten sind. Ich konnte keine andere Anschauung davon gewinnen, als BOURNE sie schon ausgesprochen (s. Litt. 18), der sie als eine Blase mit zelligen Wandungen beschreibt, deren Lumen mit dem Lumen der Trichterkrone kommuniziert. Die große Menge von Körpern, welche durch den Wimperstrom aus dem Cölom in die blasenförmige Erweiterung des Trichters gelangten, erschweren das Auseinanderhalten, was Blasenwandung, was Inhalt sei, ganz ungem.

An dem der Wimperkrone gegenüberliegenden Teil der blasenförmigen Erweiterung vermute ich die Verbindung mit dem Drüsenabschnitt des Nephridiums. BOURNE (Litt. 18) hat diese Verbindung bei Trochaeta gesehen, und ich zweifle nicht an der Richtigkeit seiner Zeichnung. Von allen Zeichnungen BOURNE's kann ich wohl sagen, daß sie, wenn auch nicht bis ins Detail ausgeführt, doch jedenfalls ein viel besseres Bild der Verhältnisse geben als diejenigen BOLSUS', welcher BOURNE den unverdienten Vorwurf macht, seine Zeichnungen seien so schematisch, daß man daraus nichts schließen könne.

Ich habe diese Verbindung leider direkt nie nachweisen

können, schreibe dies aber dem Umstande zu, daß die obersten Zellen der Drüse so stark von Kanälchen durchzogen (Taf. VIII, Fig. 5  $Ne_1$ ) und daher so diffus gefärbt sind, daß die Unterscheidung von den umgebenden Lymph- und Bindegewebszellen sehr erschwert wird. Ich habe dies in Fig. 5, Taf. VIII, an den mit  $A$  und  $A_1$  bezeichneten Stellen wiederzugeben versucht, es ist jedoch am Präparat die Färbung viel diffuser, und die Grenzen der Zellen sind viel verwischter, als auf der Zeichnung. Eine Abbildung, die uns einen Schiefschnitt durch den Trichter wiedergibt, sehen wir in Fig. 9, Taf. VIII.  $La$  sind die Zellen der Wimperkrone,  $K$  deren Kerne. Bei  $A$  ist wahrscheinlich die Einmündung der Drüse des Nephridiums zu suchen. Diese Stelle ist aber derart mit Fäden koagulierten Blutes erfüllt, daß wir eine Struktur darin nicht nachweisen können. In der blasenförmigen Erweiterung ( $BE$ ) finden wir größere Zellen  $Z$ , welche wahrscheinlich der Wand derselben angehören, und kleinere Zellen  $s$ , Lymphzellen; außerdem Kerne  $k$  und Fäden koagulierten Blutes  $F$ . Es ist begreiflich, daß man in einem solchen Chaos keinen rechten Überblick gewinnen kann, und wenn auch die Einmündung in den Drüsenkörper vorhanden ist, doch nur ein sehr günstiger Zufall uns dieselbe finden ließe. Auffallend ist, daß auch die Zellen der Wimperkrone öfters eine ähnliche Streifung des Plasmas wie die Nephridialdrüsenzellen zeigen (Taf. VIII, Fig. 9 *Str*).

---

#### Anhang zum I. Teil.

##### Die rudimentären Nephridien.

Bei jungen Tieren habe ich gesehen, daß außer den 14 Paaren Nephridien in den vorderen Körpersegmenten hinter und neben dem Pharynx noch Nephridien liegen, die eine sehr abweichende Struktur von den beschriebenen aufweisen. Ich will kurz die wichtigsten Punkte anführen.

Die Endblase ist vorhanden, aber ich konnte nirgends einen Ausführungsgang nach außen, noch eine Verbindung mit dem Drüsenabschnitt nachweisen. Das Innere der Blase zeigt ein von dem der typischen Endblasen sehr abweichendes Aussehen. Cilien habe ich keine gesehen, ebensowenig ein regelmäßiges Wandungsepithel. Das ganze Innere schien von zu Grunde gehenden Zellen erfüllt zu sein.

Die Drüse besitzt zwar intracelluläre Lücken, aber keinen eigentlichen Centralkanal, worunter ich einen kontinuierlichen, mit einer Cuticula ausgekleideten Kanal verstehe, der durch die ganze Drüse verläuft. Die größeren Kanäle, die ich hier sah, wiesen keine Cuticula auf und zeigen in verschiedenen Abschnitten ganz enorme Größendifferenzen.

Die kleineren Kanäle waren nirgends in der schönen baumartigen Verzweigung anzutreffen, sie bildeten nur verbundene Lückensysteme. Die Kernverhältnisse waren genau dieselben wie bei den wohl entwickelten Nephridien, die oben beschrieben wurden.

Ein Wimpertrichter konnte nicht nachgewiesen werden, was wohl mit der Abwesenheit von Cölomabschnitten, in welche derselbe mündet, in Zusammenhang stehen mag.

Alle diese Beobachtungen deuten auf Funktionslosigkeit hin, und ich glaube den Schluß ziehen zu dürfen, daß wir es hier mit Überresten von provisorischen Nephridien der Jugendstadien zu thun haben, welche im Alter allmählich resorbiert werden. An älteren Tieren habe ich diese Organe nicht mehr gefunden, was sehr für diese Annahme spricht. EISIG (Litt. 20) hat ähnliche Rudimente von provisorischen Nephridien, die nicht mit Kopfnieren zu verwechseln sind, auch bei Capitelliden aufgefunden. Bei den Oligochäten wurden sie zuerst aufgefunden. Es scheint also, daß sie eine weitverbreitete Erscheinung in der Klasse der Anneliden sind.

#### Rückblick auf die gewonnenen Ansichten über die Organisation der Nephridien von *Nephelis*.

1) Die Endblase besitzt ein Wimperepithel und in ihrer Wandung eigene Muskulatur.

2) Die Drüse stellt nicht einen Faden aneinander gereihter Zellen dar, sondern wird aus vielen, nach allen 3 Richtungen des Raumes verteilten Zellen aufgebaut, deren Grenzen verwischt erscheinen.

3) Einzelne Abschnitte der Drüse können sich aneinander legen, wobei an den Berührungsflächen die Grenzen zum großen Teil undeutlich werden.

4) Der Trichter besteht aus einer Wimperkrone und einer blasenförmigen Erweiterung.

5) Die Wimperkrone besteht aus Zellen, welche rosettenartig um ein Lumen gruppiert sind und Cilien tragen.

6) Die blasenförmige Erweiterung (vielleicht Endabschnitt des

Centralkanal) ist dicht erfüllt mit, aus dem Cölo-  
m stammenden  
Kernen, Zellen etc.

## II. Die Chloragogenzellen und ihr Verhältnis zum Gefäßsystem.

Derjenige, welcher versucht am lebenden Tiere mikroskopische Beobachtungen zu machen, wird gewiß die unangenehme Wahrnehmung machen, daß von der histologischen Struktur der Organe, wie durchsichtig das Tier auch immer sei, sehr wenig wahrzunehmen ist. Diese Thatsache wird durch das Vorhandensein einer Menge gelb-brauner Zellen bedingt, welche die Organe allseitig umgeben. Zerzupft man ein lebendes Tier, so sieht man Stränge dieser Zellen heraustreten, welche uns folgende Struktur zeigen:

In einem hellen Plasma sieht man eine große Zahl gelber, stark lichtbrechender Tröpfchen und Körnchen eingebettet, welche das Plasma ganz zu erfüllen scheinen. Diese Zellen sind traubenförmig in Reihen aneinander gelagert. Auf Schnitten von fixierten Tieren erscheinen diese Zellen auch mit gelben Granulationen erfüllt (durchgehends *cg*).

Dies beweist, daß diese Körnchen und Tröpfchen durch die Säuren nicht angegriffen wurden. Legt man das lebende Tier auf einige Zeit in stark verdünnte Methylenblaulösung, so findet man bei mikroskopischer Betrachtung, daß die erwähnten Tröpfchen und Körnchen nun lebhaft grasgrün gefärbt erscheinen. Dies deutet auf eine Mischfarbe von Gelb und Blau.

Daß diese nun grünen Körnchen nicht etwa chemische Verbindungen sind, zeigt sich aus einem zweiten Versuch. Wenn man nämlich ein lebendes Tier in verdünnte Alizarinblaulösung giebt, so erscheinen nach einem Tage diese Tröpfchen schmutziggrün. Dies ist ganz sicher nur Resultat der feinen Verteilung von gelben und alizarinblauen Partikelchen.

Daraus können wir schließen, daß diese Zellen exkretorische Funktion besitzen.

Diese Zellen sind schon lange bekannt, jedoch, außer von BOURNE und LANKESTER, von keinem Forscher eingehender studiert worden. RAY-LANKESTER (Litt. 29, 30) machte die Beobachtung, daß bei *Hirudo* Stränge solcher Zellen Höhlungen umschließen, in welchen sich auf Schnitten koaguliertes Blut befindet. Er glaubte dies dahin deuten zu müssen, daß Stränge solcher Zellen durch innerlichen Zerfall Blutbahnen bilden, wobei der Inhalt der Zellen

die Blutflüssigkeit, und die Kerne die Blutkörperchen sein sollen. Er nennt diese Zellstränge „botryoidal tissue“. BOURNE (Litt. 14, 15, 17, 18) schließt sich dieser Ansicht an und geht einen Schritt weiter, indem er diesen innerlichen Zerfall als eine sekundäre Cölobbildung, „Metacoelosis“, beansprucht. Es ist ja bekannt, daß bei den Hirudineen eine außerordentliche Reduktion der ursprünglichen Leibeshöhle durch starke Ausbildung der bindegewebigen Elemente stattfindet. BOURNE nennt dies Diacoelosis oder Schizocoelosis. Von der Leibeshöhle bleiben nur kleine Abschnitte übrig, so die Sinusse und die Höhlungen, in denen die Geschlechtsprodukte liegen.

Um diesen Verlust an Cölom zu kompensieren, sei nun eine sekundäre Cölobbildung, die BOURNE'sche Metacoelosis, durch den innerlichen Zerfall dieser Botryoidalzellen aufgetreten. Diese neuen Blutbahnen sollen nun mit den Kapillaren des kontraktile Gefäßsystems in Verbindung treten und das kontraktile System mit dem System der Sinusse verbinden, so daß wir nun dreierlei Arten von Blutbahnen hätten: 1) das kontraktile System, welches wir nicht als Leibeshöhle auffassen können, da die Lostrennung von dem Cölom auf sehr frühen Stadien der phylogenetischen Entwicklung stattfand; 2) das System der Sinusse als Überreste der wahren Leibeshöhle, und 3) das botryoidale Gefäßsystem, eine Neubildung, ein Metacölom.

Diese Auffassung ist schon dadurch auffallend, daß dieses sekundäre Cölom von keinem Endothel ausgekleidet ist, sondern intracelluläre Lückensysteme bildet. Es ist sehr die Frage, ob wir solche intracelluläre Lücken als Leibeshöhle auffassen dürfen.

Diese verstreuten Cölomneubildungen sollen nun nach BOURNE in gewissen Abschnitten zu geräumigen Höhlungen anwachsen, indem große Gruppen von Botryoidalzellen innerlich zerfallen und von Blut erfüllt werden, und scheinbar eine große Höhlung als Epithel bekleiden. Diese Höhlungen nennt BOURNE botryoidale Sinusse und zählt deren 11 an beiden Seiten des Tieres. Ich konnte zu keinem klaren Verständnis kommen, wie sich BOURNE das Entstehen dieser Räume vorstellt. Er spricht von intracellulärem Zerfall in größerem Maßstabe, aber dann sagt er wieder, daß in den Wandzellen eine Muskulatur sich entwickelt. — Diese botryoidalen Sinusse BOURNE's waren schon von LEYDIG entdeckt worden, welcher eine wechselnde Zahl derselben fand. JAQUET (Litt. 22) hat bei der Untersuchung des Blutgefäßsystems der



Anneliden diese Bluträume bei Nephelis wieder gefunden und giebt über ihre Lage folgende Angaben, denen ich nach eigenen Beobachtungen vollständig beipflichte. Es sind jederseits 21 solcher blasenförmigen Bluträume, Ampullen, vorhanden, von denen die vorderste Ampulle jederseits in einem Segment liegt. In jedem der 10 darauf folgenden Segmente liegen jederseits 2 Ampullen hintereinander, so daß 11 Segmente an den 42 Ampullen teilhaben. JAQUET hat nur Injektionen gemacht, giebt uns also keinen Aufschluß über die histologischen Verhältnisse. In jedem Segment enthält jederseits eine der Ampullen den Wimpertrichter des Nephridiums.

BOLSIUS hat diese Blasen auch gefunden und abgebildet (Litt. 7), meiner Ansicht nach aber ganz schematisch, trotz des sorgfältig ausgeführten Plasmanetzes in den Wandzellen. Ich habe in keinem einzigen Fall ein solches Bild erhalten können, wie es BOLSIUS von diesen Ampullen giebt. Er hat übrigens die Arbeit JAQUET's nicht gekannt und weiß daher nichts von der Identität seiner Blasen mit den Ampullen. So viel zur Uebersicht über die Litteratur<sup>1)</sup>.

Ich habe bei dem Studium dieser Zellen die Ueberzeugung gewonnen, daß die kleinen Tröpfchen, denen sie ihre gelb-braune Färbung verdanken, Exkretionsstoffe sind, die Zellen demnach exkretorische Funktion haben. Dies stimmt aber nicht mit der Ansicht BOURNE's, nach welcher sie Blutbildner sein sollen. Die Lage dieser Zellen ist hauptsächlich dorsal. In 2 breiten Längsstreifen sind eine Menge dieser Zellen scheinbar zu Strängen angeordnet. Auf Schnitten finden wir diese Zellen um die Nephridien, um die Behälter der Gonaden, in den Ampullen, in großer Menge dorsal, und einzelne dieser Stränge gehen sogar bis an den ventralen Sinus. Einzelne Zellen finden wir sogar in der Längsmuskulatur, ja dicht unter der Epidermis.

Wenn man Schnittbilder betrachtet (Taf. IX, Fig. 9), so findet man allerdings, daß diese Zellen Hohlräume, die mit Blut erfüllt sind, umschließen, aber in den meisten Fällen ist zwischen den Hohlraum und die Zellen eine Schicht eingelagert, die gewöhnlich bedeutend stärker gefärbt ist. Der Hohlraum und die Zellen waren mit Pikrinsäure gewöhnlich gelb gefärbt, die Zwischenschicht mit Karmin rot. Eine faserige Struktur läßt uns auf Muskelzellen schließen. Sei dem wie immer, jedenfalls sind die

1) BÜRGER cit. X, pag. 14.

Hohlräume nicht durch intracellulären Zerfall entstanden. Diese Zellen sitzen den Blutbahnen auf.

Aus der Erkenntnis der exkretorischen Funktion dieser Zellen einerseits, andererseits aus dem Befunde, daß diese Zellen den Wänden von Blutbahnen aufsitzen, läßt sich mit voller Bestimmtheit behaupten, daß diese Zellen den Chloragogenzellen der Oligochäten homolog sind.

KÜKENTHAL (Litt. 27) hat in seiner Arbeit über die lymphoiden Zellen bei *Tubifex* die Chloragogenzellen folgendermaßen beschrieben. Die Chloragogenzellen sind runde Zellen, welche in ihrem Innern gelbe und bräunliche Körnchen und Tröpfchen enthalten, welche gegen Säuren sehr resistenzfähig sind. Sie setzen sich an die Gefäßverzweigungen des dorsalen Gefäßes an, wobei sie durch gegenseitigen Druck keilförmig werden. Von den Gefäßen nehmen sie eben die gelben Körnchen auf, welche nichts anderes als Exkretionsprodukte sind. Sind sie mit diesen Körnchen ganz beladen, so lösen sie sich los und wandern mit den Exkretionsprodukten behufs der Fortschaffung aus dem Körper von den Gefäßen weg. Diese Chloragogenzellen sind, wie KÜKENTHAL nachgewiesen hat, Lymphzellen (Endothelzellen der Leibeshöhle), welche, nachdem sie ihre nutritive Aufgabe erfüllt haben, diese exkretorische Funktion übernehmen. Man sieht, daß diese Beschreibung ganz auf die eben angeführten Zellen der *Nephelis* paßt, und es daß gerechtfertigt erscheint, wenn ich diese braunen Zellen auch bei *Nephelis* Chloragogenzellen nennen möchte. Ich glaube auch, daß die Chloragogenzellen der *Nephelis* Lymphzellen sind, denn ich habe sie in verschiedenen Stadien der Beladung mit Exkrettröpfchen gesehen.

An Zupfpräparaten des lebenden Tieres habe ich eine ganze Reihe aufstellen können, von Zellen ohne Exkretbeladung bis zu dicht erfüllten.

Taf. X, Fig. 11 a zeigt 2 Zellen mit fein granuliertem Plasma ohne, Fig. 11 b eine Zelle mit 2, Fig. 11 c eine solche mit 4, Fig. 11 d eine mit 5, Fig. 12 a eine mit 11 und Fig. 12 b solche mit vielen Exkrettröpfchen.

Ich bin der Ansicht, daß die Zellen, welche BOURNE (Litt. 18) bei *Trochaeta* und *Aulastoma* als Fettzellen beschreibt und abbildet, solche Lymphzellen darstellen, und zwar, den Bildern nach, die bei *Trochaeta* in ihrer nutritiven Funktion, die bei *Aulastoma* die Exkretion beginnend.

Wir sehen also, daß wir es in *Nephelis* mit 2 exkretorischen

Systemen zu thun haben, den Nephridien und den Chloragogenzellen.

Wie nun die Exkretion zustande kommt, wie die Exkretionsprodukte aus dem Körper fortgeschafft werden, soll uns der folgende Abschnitt zeigen.

### III. Beziehungen zwischen Nephridien und Chloragogenzellen.

Es ist sehr auffallend, daß wir Chloragogenzellen einmal den Blutbahnen aufsitzend finden, dann aber wieder im Innern gewisser Abschnitte des Sinussystemes, den Ampullen, antreffen. Ich habe nämlich an vielen Schnitten die Beobachtung gemacht, daß die Ampullen inwendig mit Zellen dicht gedrängt erfüllt waren.

Auf Taf. IX, Fig. 12 ist ein Querschnitt durch solch eine Ampulle gezeichnet. Mit *m* ist die Muskulatur der Wandung, welche letztere nicht gesehen wurde, angegeben. *Trb* ist ein Anschnitt der blasenförmigen Erweiterung des Trichters. *cg* sind die Zellen des Innern. Man sieht, daß die an der Peripherie der Ampulle gelegenen Chloragogenzellen noch ganz mit Körnchen erfüllt sind, während die inneren, um den Trichter gelagerten Zellen ihren Inhalt zumeist entleert haben.

Fig. 13 derselben Tafel zeigt uns an einem Oberflächenschnitt durch dieselbe Ampulle das Muskelnetz *m* und die peripheren Chloragogenzellen mit ihrem Inhalt.

Daß wir es hier mit einem Zerfall dieser Zellen zu thun haben, erscheint bei der Betrachtung der Fig. 6 auf Taf. X zweifellos. Wir sehen hier die ganze Ampulle erfüllt von Granulationen und Kernen. Zellwände sind keine mehr vorhanden. Einzelne der peripherisch liegenden Zellen (*chs*) sehen wir im Zerfall begriffen. Daß auf diesen Bildern viele der Chloragogenzellen außerhalb der Ampulle, resp. der Muskelschicht *m* zu liegen scheinen, glaube ich auf eine Faltung der Wandung zurückführen zu dürfen, wobei bei der verhältnismäßigen Dicke der Schnitte ( $9\ \mu$ ) Zellen der Faltenvorsprünge auf den Schnittbildern scheinbar nach außen zu liegen kommen. Ich glaube, daß eine Wandung der Ampulle vorhanden ist, wenn ich sie auch nie gesehen, aus dem Grunde, weil auf Schnitten durch Ampullen, die dicht mit Zellen erfüllt waren, die Muskelschicht scheinbar innerhalb der

peripheren Zellen liegt, bei Ampullen aber, wo die Chloragogenzellen schon zerfallen sind, dieselbe immer außen liegt (Fig. 7, Taf. X). Dies kann durch Ausgleichung der Falten in einer mit Flüssigkeit erfüllten Blase erklärt werden. Jedenfalls muß diese Wandung äußerst dünn sein. Wenn sie aber auch nicht vorhanden wäre, so ändert dies nichts in der Annahme, daß die Ampullen Leibeshöhle sind, da ja die Chloragogenzellen Endothelzellen der Leibeshöhle sind<sup>1)</sup>. Auf derselben Tafel, Fig. 5, habe ich das Ganglion des hinteren Saugnapfes gezeichnet. Hier sieht man das Endothel *end* des ventralen Sinus, *VS*, auch nur an einer Stelle in Form von Zellen. Die Abplattung dieser Endothelzellen scheint eben bei den Sinuswandungen außerordentlich ausgeprägt zu sein. Bei den Endothelien der Gonadenbehälter sehen wir sie am schönsten. Auf Fig. 7 u. 8, Taf. X, erkennen wir sehr schön, wohin die Kerne der zerfallenen Chloragogenzellen gelangen. Hier finden wir in der Ampulle wenige Kerne mehr, die große Masse derselben aber in der blasenförmigen Erweiterung des Trichters (*BE*). Wir gewinnen dadurch die Überzeugung, daß ein Teil der Chloragogenzellen in den Ampullen zu Grunde geht, und daß durch den Wimperstrom, erzeugt von den Cilien der Wimperkrone, die Exkretionsstoffe sowie die frei gewordenen Kerne in den Trichter des Nephridiums gelangen. Die Exkretkörnerchen können nun in die Drüse des Nephridiums und nach außen geschafft werden, während die Kerne wahrscheinlich infolge ihrer Größe in der Erweiterung des Trichters zurückgehalten werden und dort in Maceration übergehen. *BOLSIUS* (Litt. 7) hat auch die Menge von Kernen in der blasenförmigen Erweiterung des Trichters gesehen. Er glaubt aber, daß diese blasenförmige Erweiterung ein kompakter Zellkörper, die Basis des cilientragenden Organes sei, und das Herumschwimmen von Kernen in der Ampulle erklärt er dadurch, daß „globules sanguins“ von diesem Zellkörper abgeschnürt werden und durch den Wimperstrom in die Ampulle gelangen. Er faßt also die „cilientragenden Organe“ als Blutbildner auf, die Kerne als Blutkörperchen. Ich glaube wohl hinreichend bewiesen zu haben, daß gerade das Umgekehrte stattfindet, daß diese Kerne keine Neubildungen, sondern nur Überreste von zu Grunde gegangenen Elementen sind.

Wir sehen hier also einen Weg, wie die Exkretionsprodukte

---

1) Übrigens ist dies ja durch *BÜTZER* (Litt. 40) embryologisch nachgewiesen.

nach außen geschafft werden. KÜKENTHAL nimmt für Tubifex das Gleiche an. Er sagt: „Nichts liegt also näher, als anzunehmen, daß die Flimmertrichter die Reste der abgelösten und zerfallenen Chloragogenzellen aufnehmen und durch die Segmentalorgane nach außen befördern.“ Es freut mich, daß ich für Nephelis dieser Annahme KÜKENTHAL's vollkommen beipflichten kann. Wir fragen uns aber noch: wie kommt es, daß hier die Chloragogenzellen im Innern der Ampullen sich vorfinden?

Da die Chloragogenzellen aus Lymphzellen entstehen, so ist wohl anzunehmen, daß ein Teil dieser Lymphzellen aus dem Blute direkt die Exkretionsstoffe aufnimmt, sich in den Ampullen (die ja in Verbindung mit dem ventralen Sinus und den Lateralgefäßen stehen) ansammelt und dort zerfällt.

Ähnliche Vorkommnisse von intravasalen Chloragogenzellen finden sich nach EISIG (Litt. 20) auch bei den Cirratuliden und Terebelliden.

Dort kommen im Rückengefäß Drüsen vor, denen EISIG den Namen intravasale Chloragogendrüsen giebt. — Daß diese Ansammlung von Chloragogenzellen in den Ampullen nur eine periodische ist, wird dadurch bewiesen, daß ich an einer und derselben Serie durch Nephelis Ampullen gefunden habe, die nur mit Blut erfüllt waren, dann wieder solche, die mit in Zerfall begriffenen Chloragogenzellen, und solche, die nur mehr mit den Überresten der Zellen erfüllt waren.

Was geschieht nun mit den extravasalen Chloragogenzellen?

Das Vorhandensein einzelner solcher mit Exkretionsstoffen beladener Zellen dicht unter der Epidermis glaube ich nach den EISIG'schen Befunden bei Capitelliden dahin deuten zu können, daß sie die Exkretkörnchen als Pigment in die Epidermiszellen ablagern. Auf Taf. I, Fig. 1 u. 2 habe ich nach dem lebenden Tier 2 solche Stadien gezeichnet. Im ersten sehen wir Chloragogenzellen in die Falten der Epidermis eindringen und dort zerfallen. Im zweiten finden wir die Exkretkörnchen in den Epithelzellen. Mit dieser Zunahme der Epithelzellen an Masse scheint eine Hervorwölbung derselben aus dem gemeinschaftlichen Verband Hand in Hand zu gehen. Siehe beide Figuren.

Außerdem finden sich aber Chloragogenzellen an dem Drüsenabschnitt des Nephridiums angeklebt vor und zeigen in vielen Fällen das Bild eines Zerfalls an der Oberfläche des Nephridiums. Zum mindesten ist ihre Verbindung mit dem Nephridium eine

äußerst innige. Als Beispiel hierfür Taf. VIII, Fig. 2 u. 6 *cg*, Taf. IX, Fig. 8 *cg*.

Nach diesen Bildern glaube ich annehmen zu dürfen, daß die Chloragogenzellen, welche den Gefäßen aufsitzen, sich von letzteren lösen, an die Nephridien wandern und dort ihren Inhalt an dieselben abgeben.

Dies scheint mir sehr wahrscheinlich zu sein. Sollte es trotzdem nur auf Täuschung beruhen, so müßten wir annehmen, daß sämtliche extravasalen Chloragogenzellen ihren Inhalt als Pigment in die Haut deponieren. Volle Sicherheit wird sich durch die Untersuchung an anderen Hirudineen ergeben.

Wir haben also 4 Wege, auf welchen die Exkretionsprodukte aus den Organen entfernt werden.

1) Die Drüse des Nephridiums nimmt auf osmotischem Wege die Exkretionsstoffe aus den ihr aufliegenden Blutgefäßen auf und schafft sie nach außen.

2) Die Drüse des Nephridiums nimmt wahrscheinlich auf osmotischem Wege den Inhalt der Chloragogenzellen auf, welcher zum größten Teil von Exkretionsstoffen gebildet wird.

3) Der Wimpertrichter nimmt die Reste der in den Ampullen zerfallenden Chloragogenzellen auf und schafft die Exkrete in die Nephridialdrüse.

4) Die Chloragogenzellen wandern mit den in ihrem Körper aufgespeicherten Exkretionsstoffen bis an die Epidermis und deponieren dort dieselben als Pigment.

Die Erkenntnis, daß außer den Nephridien noch ein anderes exkretorisches System vorhanden ist, begründet auch die Existenz des Wimpertrichters; EISEN stellt dies in seiner Monographie der Capitelliden mit folgenden Worten dar: „Solange man bloß reich mit zu- und abführenden Blutgefäßen ausgerüstete Nephridien ins Auge faßt und voraussetzt, daß der ganze exkretorische Prozeß lediglich in diesen Nephridien sich abspielt, und zwar derart, daß das Blut die Vorstufen zu den Harnstoffen aus dem ganzen Körper ausschließlich an die Nephridiumzellen zur endgültigen Verarbeitung osmotisch abgibt — so lange bleiben

die cölomatischen Nephridium-Kommunikationen oder Trichter ein Rätsel, und nicht etwa nur bei den Wirbeltieren bleiben sie ein solches, nein, sie sind nicht um ein Jota weniger rätselhaft bei jeder mit geschlossenem Gefäßsysteme ausgerüsteten Annelide, deren Nephridien zwar nicht wie die Harnkanälchen mit MALPIGHI'schen Körperchen, aber doch ebenso mit zu- und abführenden Gefäßen reich versorgt sind.

Mit dem Nachweise dagegen, daß auch bei solchen Tieren, deren Nephridien eine exkretorische Gefäßversorgung aufweisen, nach wie vor feste (in anderen als Nierenorgane thätigen Geweben zustande gekommene und in das Cölom geratene) Harnprodukte nach außengeschafft werden müssen, hören die Trichter auf rätselhaft zu sein.“ Bei Hirudineen können wir zwar nicht von einem geschlossenen Gefäßsystem sprechen, aber die Nephridien besitzen eine Gefäßversorgung, und es zeigt der Befund, daß die Chloragogenzellen der Nephelis exkretorisch thätig sind, an einem speziellen Beispiel die fundamentale Bedeutung der oben angeführten Worte EISIG's <sup>1)</sup>.

#### IV. Vergleich zwischen dem Nephridium von Nephelis und dem anderer Hirudineen. Die Cölomfrage.

BOLSRUS weist in seinen Werken (Litt. 4, 5, 6) auf die enorme Differenz zwischen der Organisation der Nephridien der verschiedenen Hirudineen hin. Nach dem, was uns durch die Litteratur bekannt ist, stellen sich diese Differenzen folgendermaßen dar.

Bei Pontobdella sind nach BOURNE die Nephridien noch nicht segmental angeordnet, sondern sie kommunizieren miteinander, und es stehen nicht bloß die jederseitigen Reihen in Verbindung, sondern auch die linken und rechten Nephridien bilden Anastomosen. Der gesamte Nephridialapparat stellt somit ein Netz dar, welches mit Ausnahme der metamer angeordneten

---

1) Wenn BÖNNER (Litt. 40) auf Larvenstadien keine Verbindung zwischen Lateralgefäßen und Leibeshöhle findet, so muß sie eben später geschaffen werden. Man sieht sie an erwachsenen Tieren mit bloßem Auge. Siehe pag. 30.

Trichter jeder Segmentierung entbehrt. Die Drüse selbst soll eine Zellreihe sein.

Bei anderen *Rhynchobdelliden* (*Clepsine*, *Hemiclepsis*) sind die Nephridien metamer angeordnet, sollen aber auch Zellreihen sein (BOURNE, SCHULTZE, VEJDOVSKY, BOLSIVS).

Bei den *Gnathobdelliden*: *Hirudo*, *Aulastoma*, *Haemopsis* stellt die Drüse nach den Beobachtungen aller Forscher bereits einen kompakten Zellkörper dar.

Die *Rhynchobdelliden* besitzen einen funktionierenden Trichter, die *Gnathobdelliden* mit Ausnahme von *Nephelis* nur einen rudimentären (BOURNE). BOLSIVS allein leugnet die Existenz eines Trichters bei allen *Hirudineen*.

Ich werde mich hier darauf beschränken, das Nephridium von *Nephelis* mit dem von *Hirudo* zu vergleichen, weil die Angaben über die Nephridien der *Rhynchobdelliden* zu widersprechend sind, als daß man ein klares Bild der Nierenorgane dieser Tiere gewinnen könnte.

BOLSIVS meint, das Nephridium von *Nephelis* habe mit dem von *Hirudo* keine Ähnlichkeit. Wir wollen sehen, ob dem so ist.

Die Endblase von *Nephelis* zeigt netzförmig angeordnete Muskulatur, die von *Hirudo* besitzt einen Sphincter. Dies ist wohl nur Lokalisation der Muskulatur, aber kein tiefgreifender Unterschied.

Sowohl *Hirudo* als *Nephelis* besitzen in ihrer Endblase Cilien.

Die Drüse des Nephridiums von *Hirudo* stellt sich als ein Zellkörper dar, dessen einzelne Zellen noch deutlich erkennbare Grenzen besitzen, wogegen bei *Nephelis* die Zellgrenzen des Drüsenabschnittes verwischt sind. Es zeigt sich aber auch schon bei *Hirudo* die Tendenz der Verschmelzung einzelner Zellen, indem man bei manchen Zellen die Grenzen nicht mehr deutlich sieht (BOLSIVS).

Hier auch kein durchgreifender Unterschied. — In beiden Arten kommen die intracellulären Endkanälchen in der Form von Bäumchen vor.

Bei *Nephelis* ist eine Eigentümlichkeit, daß die einzelnen Abschnitte der Drüse sich unter Resorption der Membranen aneinander legen. Bei *Hirudo* finden wir in der Existenz des von BOURNE und SCHULTZE beschriebenen „recurrent duct“ ein ähnliches Verhalten. Bei *Nephelis* finden wir am oberen Ende



der Drüse einen funktionierenden Wimpertrichter, der in einen Abschnitt des Sinussystems mündet. Bei *Hirudo* soll zwar ein Wimpertrichter noch vorhanden sein, aber sehr stark degeneriert und funktionslos (BOURNE).

Dieses Verhalten kann vielleicht dadurch eine Erklärung finden, daß wir keine intravasalen Chloragogenzellen mehr antreffen. Es wird wahrscheinlich die ganze Masse der Chloragogenzellen die Exkrete als Pigment in die Haut tragen. Andererseits sind die Nephridien von *Hirudo* so viel stärker mit Gefäßen versorgt, als die von *Nephele*, daß die Funktion des Trichters wahrscheinlich entbehrlich geworden ist. Es sind jedenfalls noch Untersuchungen über die Chloragogenzellen von *Hirudo* anzustellen. Dieser stark reduzierte Trichter von *Hirudo* liegt auch in einem Abschnitte des Sinussystems, welcher aber äußerst klein und wenig geräumig ist.

Wir sehen also, daß wir in den Nephridien von *Hirudo* und *Nephele* keine prinzipiellen Organisationsunterschiede finden. Was die Rhynchobdelliden anbetrifft, so sind sie durch ihre cölomatischen Verhältnisse von den Gnathobdelliden so getrennt, daß wir uns nicht verwundern dürfen, wenn auch die andern Organe von denen der Gnathobdelliden hinsichtlich ihrer Struktur abweichen. Immerhin wäre es wünschenswert, daß vergleichende Untersuchungen, die Klarheit in diese Verhältnisse brächten, angestellt würden. Wahrscheinlich wird die Embryologie uns da höchst wichtige Aufschlüsse geben.

Was nun die bei den Hirudineen so schwierige Frage nach den Cölomverhältnissen betrifft, so wissen wir, daß eine außerordentliche Reduktion der Leibeshöhle stattgefunden haben muß. Die Vorfahren der Hirudineen haben jedenfalls eine wohlentwickelte Leibeshöhle gehabt, welche dann wahrscheinlich durch sehr starke Entwicklung der mesodermalen Elemente auf einige geringe Überreste reduziert wurde. Dies ist die *Dia-coelosis* BOURNE's.

Einige Wahrscheinlichkeit gewinnt diese Auffassung dadurch, daß Überreste der Leibeshöhle bei sonst nahe verwandten Gattungen an verschiedener Stelle auftreten. Wären die nächsten Vorfahren der Hirudineen Tiere ohne Leibeshöhle, wie die Platoden und würden die spärlichen, als Leibeshöhle aufzufassenden Räume bei den Hirudineen als erster Anfang einer Leibeshöhlung aufgefaßt, so müßte es uns doch überraschen, daß in einer verhältnismäßig kleinen Gruppe so große Differenzen

in der Lage dieser Cölomabschnitte auftreten. Als Cölom haben wir bei den Hirudineen das gesamte System der Sinusse und die Gonadenbehälter aufzufassen.

*Nephele* besitzt einen ventralen Sinus, keinen dorsalen, statt dessen die dem Sinussystem angehörigen Ampullen.

*Clepsine* hat einen ventralen, einen dorsalen und 2 laterale Sinusse, dagegen keine Ampullen.

*Hirudo* und *Aulastoma* haben dorsale und ventrale Sinusse, keine lateralen Sinusse und keine Ampullen.

Schon aus diesen wenigen Beispielen sieht man, wie verschieden die Abschnitte der Leibeshöhle verteilt sind. Weitere Überreste der Leibeshöhle sind die Räume, in denen die Gonaden liegen, und auch diese sind bei den verschiedenen Hirudineen ganz verschieden im Körper angeordnet. Kurz, die Wahrscheinlichkeit, welche für die Reduktion einer ursprünglich vorhandenen typischen Leibeshöhle spricht, ist eine sehr große. Ob die dorsal liegenden, reichverzweigten Blutbahnen, denen die Chloragogenzellen aufsitzen, einem dorsalen Sinus, oder aber einem dorsalen Gefäße (welche beide in *Nephele* fehlen) entsprechen, ist eine Frage, die ich nur aufwerfen, aber auch nicht in vermutender Weise besprechen kann. Dagegen scheint es mir sehr wahrscheinlich, daß die dorsal liegenden Ampullen Überreste des dorsalen Teiles der ursprünglichen Leibeshöhle darstellen und somit einen (wenn auch stark modifizierten und zusammenhangslosen) dorsalen Sinus repräsentieren. (BÜRGER, Litt. 40.)

Wir haben zwar gesehen, daß die Ampullen Muskulatur besitzen, aber sie gehören keinesfalls dem kontraktiven Lateralgefäßsystem an. Diese Muskulatur ist außerordentlich schwach und unregelmäßig entwickelt, und die Wandung der Ampulle ist äußerst fein, währenddem die Lateralgefäße und ihre Verzweigungen regelmäßige starke Ringmuskulatur aufweisen und eine starke Wandung besitzen.

Was ferner die BOURNE'sche Auffassung einer endocytischen Leibeshöhlenbildung durch den innerlichen Zerfall der Botryoïdazellen (Chloragogenzellen) anbetrifft, so zeigen obige Resultate, daß sie nicht gerechtfertigt erscheint.

BOURNE scheint übrigens das Wort Cölom bald für einen Hohlraum im Metazoenkörper überhaupt, bald für eine Leibeshöhle zu gebrauchen. So spricht er von Diacoelosis oder

Rückbildung der Leibeshöhle, und von einer paracytischen Coelosis bei der Gastrulabildung.

Wenn einerseits die Cölomverhältnisse der Hirudineen den Schluß nahelegen, daß die Vorfahren derselben mit einem wohlentwickelten Cölom ausgerüstete Tiere waren, so spricht in zweiter Linie das Vorhandensein von Überresten provisorischer Nephridien im beinahe erwachsenen Tier dafür, daß diese Vorfahren nahe Verwandte der Oligochäten waren. Diese provisorischen Nephridien scheinen, nach ihren Rudimenten zu urteilen, nicht nach dem Typus der Kopfnieren gebaut zu sein, sondern nach dem Typus der bleibenden Nephridien, ebenso wie bei den Oligochäten und Capitelliden (EISEG). Ferner spricht für diese Annahme das Vorhandensein von Chloragogenzellen, die ja für die Unterordnung der Oligochaeten charakteristisch sind und auch bei den Capitelliden von H. EISEG nachgewiesen wurden.

Jedenfalls müssen noch viele Untersuchungen, besonders über die Entstehung des kontraktiven Gefäßsystemes und der Leibeshöhlenabschnitte, gemacht werden, und zwar an möglichst viel Repräsentanten der Ordnung der Hirudineen.

### Anhang.

#### Einige Beobachtungen am Blutgefäßsystem des lebenden Tieres.

Ich habe auf Taf. X, Fig. 1 eine Abbildung gegeben, die ich durch Beobachtungen am lebenden Tier in der Lage war zu zeichnen.

JAQUET hat das Blutgefäßsystem so genau verfolgt und gezeichnet, daß in morphologischer Beziehung wohl fast nichts mehr hinzuzufügen ist; er hat aber natürlich bei den injizierten Tieren die Strömung des Blutes nicht verfolgen können.

Bei großen, durchscheinenden, rötlich gefärbten Tieren habe ich unter Lupenvergrößerung (aber auch mit bloßem Auge) bei der Betrachtung gegen das Sonnenlicht, wenn das Tier ausgestreckt an der Wand des Glasgefäßes haftete, folgendes beobachten können. Die Seitengefäße pulsieren, und zwar so, daß in dem linken die Pulsation äußerst rasch von hinten nach vorn, in dem rechten von vorn nach hinten verläuft. Wenn das linke Gefäß mit Blut vollständig gefüllt ist, ist das rechte ganz leer, und umgekehrt.

Die Ampullen pulsieren auch, und wieder ist bei Erfüllung der einen Reihe die andere blutleer.

Der ventrale Sinus zeigt nur schwache Ab- oder Zunahme der in ihm enthaltenen Blutmenge; ganz geleert wird er nie. — Man muß sich aber nicht vorstellen, daß das Blut von hinten links nach vorn links, und im Kreise weiter von vorn rechts nach hinten rechts strömt, sondern es wird von dem linken Gefäße nur successive zuerst hinten, dann weiter vorn in die Gefäßverzweigungen abgegeben, und rechts umgekehrt. Am schönsten sieht man dies an dem vorderen Körperabschnitte. Da werden bei successiver Leerung des linken Gefäßes auch successive die regelmäßig angeordneten Gefäßverbindungen der Lateralgefäße mit dem ventralen Sinus mit Blutflüssigkeit gefüllt.

Die Pulsation der Ampullen verläuft nicht rhythmisch mit derjenigen der Lateralgefäße. So sieht man manchmal das linke Lateralgefäß mit Blut erfüllt, und die linke Ampullenreihe dergleichen. Oft ist aber bei gefülltem linken Lateralgefäß die linke Ampullenreihe blutleer und die rechte Reihe mit Blut erfüllt. Bei der geringen Größe des Tieres und der raschen Pulsation ist es mir nicht möglich gewesen, das Gesetz der Pulsation herauszubringen.

Das Auffallendste an der ganzen Erscheinung liegt aber darin, daß die beiden Lateralgefäße verschiedene Blutarten führen. Wenn sich z. B. das rechte Lateralgefäß mit dunkler orangeroter Blutflüssigkeit gefüllt hat, so ist das linke leer. Bei der Entleerung des rechten Seitengefäßes füllt sich dann das linke Seitengefäß mit einer hellrosa gefärbten Blutflüssigkeit. Der durchsichtige Körperwand macht diese Farbendifferenzen auch mit. Ist das rechte Gefäß mit orange gefärbtem Blute erfüllt, so ist der rechte Körperwand gelblich gefärbt. Ist das linke Gefäß mit rosa Blut erfüllt, so ist der linke Körperwand schwach rosa gefärbt. Diese Färbung wird durch die große Anzahl von Kapillaren der Seitengefäße, welche erstere in der Körperhaut liegen, bedingt.

Wir können kaum zweifeln, daß wir es hier einerseits mit arteriellem, andererseits mit venösem Blute zu thun haben, wobei ich jedoch nicht bestimmen will, ob das dunkel orangerote Blut das venöse, das hellrote Blut das arterielle sei. — Wollten wir aber nun annehmen, daß das eine Seitengefäß immer arterielles, das andere immer venöses Blut führe, so wären wir im Irrtum, denn nach längerer Beobachtung gewann ich die Überzeugung, daß die Natur des Blutes in den jederseitigen Blutgefäßen wechselt. So habe ich beobachtet, daß während 24 Füllungen des rechten

Gefäßes dasselbe 2mal deutlich hellrosa, 2mal deutlich dunkel-orangerot aufleuchtete, während im linken Gefäß der Vorgang umgekehrt stattfand. Der Übergang von einer Farbennuance zur anderen war kein plötzlicher, sondern sehr allmählich, und nur durch den Kontrast der Farben an beiden Seitengefäßen wird derselbe deutlich. Es scheint also, daß die Oxydation des Blutes die Dauer von 6 Pulsationen beansprucht. In Fig. 1, Taf. X, ist der Fall gezeigt, wo das linke Gefäß leer ist, das rechte mit dunkelorangerotem Blute (hier schwarz) erfüllt ist. Die linke Ampullenreihe ist voll Blut, die rechte leer.

Dies sind die Beobachtungen, welche ich ohne den Versuch einer Erklärung hier mitteile.

---

### Nachtrag.

Nachdem ich meine Arbeit bereits beendet hatte, bekam ich noch die Schrift von LEUCKART „Über den Infundibularapparat der Hirudineen“ (Ber. d. mathem.-phys. Kl. d. K. sächs. Ges. d. Wissensch., Leipzig 1893, S. 326—330) zu Gesicht. LEUCKART hat die Verbindung des Trichters mit der Drüse des Nephridiums gesehen. Ich muß aber LEUCKART gegenüber an der Behauptung festhalten, daß die Kerne im Inneren der Trichterblase keine Kernzellen, sondern frei gewordene Kerne der Chloragogenzellen sind, die hier hineingelangten. Ich stimme sonst vollständig mit LEUCKART überein, besonders auch, was die Ansicht betrifft, daß bei Nephelis ein funktionierender Trichter existiert.

Zürich, 13. Juli 1893.

---

### Übersicht der konsultierten Litteratur.

- 1) BERGH, Die Exkretionsorgane der Würmer. Kosmos, Bd. 17, 1885.
- 2) Derselbe, Die Schichtenbildung im Keimstreifen der Blutegel. Zool. Anz., Bd. 13, 1890.
- 3) Derselbe, Die Metamorphosen der *Aulastoma gulo*. Arbeiten des Zool. Inst. Würzburg, Bd. 7, 1885.
- 4) H. BOLSIUS S. J., Recherches sur la structure des organes ségmentaires des Hirudinées. La Cellule, Tome V, 1889.
- 5) Derselbe, Nouvelles recherches sur la structure des organes ségmentaires des Hirudinées. La Cellule, Tome VII, 1890.
- 6) Derselbe, Anatomie des organes ségmentaires des Hirudinées. Ann. de la soc. scient. de Bruxelles, Tome XVI, 1891.
- 7) Derselbe, Les organes ciliés des Hirudinées. La Cellule, Tome VII, 1891.
- 8) R. BLANCHARD, Description de la *Glossiphonia marginata*. Extr. du bull. de la soc. zool. de France, 1892.
- 9) Derselbe, Description de la *Glossiphonia tessellata*. Mém. de la soc. zool. de France, 1892.
- 10) Derselbe, Présence de la *Glossiphonia tessellata* au Chili. Actes de la soc. scient. du Chili, Tome II, 1892.
- 11) Derselbe, Description de la *Xerobdella Lecomtii*. Mém. de la soc. zool. de France, 1892.
- 12) Derselbe, Sur la *Typhlobdella Kovátsi*. Bull. de la soc. zool. de France, 1892.
- 13) Derselbe, Sur la présence de la *Trochaeta subviridis* en Ligurie, et description de cette Hirudinée. Gênes 1892.
- 14) A. G. BOURNE, On the structure of the nephridium of the medicinal leech. Quart. Journ. for Micr. Science, Vol. XX, 1880.
- 15) Derselbe, The vascular system of Hirudinae. Zool. Anz., Bd. 11, 1888.
- 16) Derselbe, The central duct of the leech's nephridium. Quart. Journ. of Micr. Sc., Vol. XXII, 1882.
- 17) Derselbe, Contributions to the anatomy of the Hirudinae. Proc. of the Roy. Soc. London, Vol. XXXV, 1883.
- 18) Derselbe, Contributions to the anatomy of the Hirudinae. Quart. Journ. of Micr. Sc., Vol. XXIV, 1884.
- 19) H. EISE, Die Segmentalorgane der Capitelliden. Mitt. der Zool. Stat. zu Neapel, Bd. 1, 1879.
- 20) Derselbe, Monographie der Capitelliden, 1887.

- 21) JULIA, The structure of the ovary and the origin of the eggstrings in Nephelis. Quart. Journ. of Micr. Sc., Vol. XXII, 1882.
- 22) M. JAQUET, Recherches sur le système vasculaire des Annelides. Mitt. der Zool. Stat. zu Neapel, Bd. 6, 1885.
- 23) J. KENNEL, Über einige Landblutegel des trop. Amerika. Zool. Jahrb., Abt. für System., Bd. 2, 1886.
- 24) KOWALEVSKY, Ein Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane. Biol. Centralbl., Bd. 9, 1889.
- 25) KUPFFER, Blutbereitende Organe bei den Rüsselegeln. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 14, 1864.
- 26) W. KÜKENTHAL, Beobachtungen am Regenwurm. Biol. Centralbl., Bd. 8, Nr. 3, 1888.
- 27) Derselbe, Über die lymphoiden Zellen der Anneliden. Jen. Zeitschr. für Naturw., Bd. 18, 1885.
- 28) A. LANGE, Der Bau von Gunda segmentata und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit Cölenteraten und Hirudineen. Mitt. der Zool. Station zu Neapel, Bd. 3, 1881.
- 29) RAY LANKESTER, On intra-epithelial capillaries in the integument of the medicinal leech. Quart. Journ. of Micr. Sc., Vol. XX, 1880.
- 30) Derselbe, On the connectiv and varifactive tissues of the medicinal leech. Ibidem.
- 31) SAINT-LOUP, Recherches sur l'organisation des Hirudinees. Ann. des sc. nat., Tome XVIII, 1885.
- 32) O. SCHULTZE, Beiträge zur Anatomie des Exkretionsapparates der Hirudineen. Archiv für mikr. Anat., Bd. 22, 1883.
- 33) A. E. SHIPLEY, On the existence of communications between the body cavity and the vascular system. Proc. Cambridge Phil. Soc., Vol. VI, p. 213, 1888.
- 34) FR. VĚDOVSKÝ, Exkreční soustava Hirudineí. Sitzungaber. der Böhm. Ges. in Prag, 1883.
- 35) C. O. WHITMAN, History of the egg of Clepsine. Quarterly Journ. of Micr. Sc., Vol. XVIII, 1878.
- 36) Derselbe, The external morphology of the leech. Proc. of the Americ. Acad. of Arts and Sc., Vol. XX, 1884.
- 37) Derselbe, The leeches of Japan. Quart. Journ. of Micr. Sc., Vol. XXVI, 1886.
- 38) Derselbe, Description of Clepsine plana. Journ. Morph. Boston, Vol. IV, 1891.
- 39) Derselbe, The metamerism of Clepsine. Festschrift für LEUCKART, 1892.
- 40) O. BÜRGER, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zur Embryologie von Nephelis. Zoologische Jahrbücher, Abt. für Anatomie und Ontogenie der Tiere, Bd. 4, 1891.

## Tafelerklärung.

### Allgemeine Bezeichnungen.

- |  |  |
|--|--|
| <p><i>A</i> Ampullen.<br/> <i>Ag</i> Ausführungsgang aus der Endblase.<br/> <i>AV</i> Ampullo-Ventralgefäß.<br/> <i>Bdg</i> Bindegewebe.<br/> <i>BE</i> Blasenförmige Erweiterung des Trichters.<br/> <i>C</i> Centralkanal.<br/> <i>can</i> Endbäumchen der Kanäle.<br/> <i>cap</i> Kapillaren.<br/> <i>cg</i> Chloragogenzellen.<br/> <i>Ci</i> Cilien.<br/> <i>Dr</i> Drüsenzellen.<br/> <i>Eb</i> Endblase.<br/> <i>end</i> Endothel.<br/> <i>ep</i> Epithel.<br/> <i>epid</i> Epidermis.<br/> <i>ep. S</i> Epithel der Sphincterblase.<br/> <i>etr</i> Exkrettröpfchen.<br/> <i>F</i> Fasern koagulierten Blutes.<br/> <i>G</i> Ganglion.<br/> <i>gr</i> Grenzen der ursprünglichen Drüsenzellen.<br/> <i>Gr</i> Grenzen der sich aneinander legenden Drüsenabschnitte.<br/> <i>gran</i> Granulation.<br/> <i>H</i> Hinten.<br/> <i>hS</i> Hinterer Saugnapf.<br/> <i>K</i> Große Kerne.<br/> <i>k</i> Kleine Kerne.<br/> <i>LA</i> Latero-Ampullargefäß.</p> | <p><i>La</i> Lappenzellen d. Wimperkrone.<br/> <i>lac</i> Lakunen in der blasenförmigen Erweiterung des Trichters.<br/> <i>LG</i> Lateralgefäß.<br/> <i>LV</i> Lateroventrales Gefäß.<br/> <i>lys</i> Lymphzellen.<br/> <i>m</i> Muskelfasern der Ampullen, der Endblase und vielleicht der Blutbahnen s.<br/> <i>Me</i> Membran (Cuticula) des Centralkanals.<br/> <i>N</i> Nerv des hinteren Saugnapfes.<br/> <i>Ne</i> Nephridialdrüse.<br/> <i>Pig</i> Pigment der Epidermis.<br/> <i>R</i> Rechts.<br/> <i>s</i> Blutbahnen, denen die Chloragogenzellen aufsitzen.<br/> <i>SG</i> Saugnapfganglion.<br/> <i>SpB</i> Sphincterblase.<br/> <i>Str</i> Streifung des Plasmas der Nephridien.<br/> <i>Tr</i> Trichter.<br/> <i>V</i> Vorn.<br/> <i>VS</i> Ventraler Sinus.<br/> <i>vS</i> Vorderer Saugnapf.<br/> <i>Wk</i> Wimperkrone des Trichters.<br/> <i>z</i> Zellen (wahrscheinlich Lymphzellen) in der blasenförmigen Erweiterung des Trichters.<br/> <i>Z</i> Zellen der Wandung der blasenförmig. Erweiterung d. Trichters.</p> |
|--|--|



## Tafel VII.

Fig. 1. Übersichtsbild des Nephridialapparates einer Segmenthälfte der mittleren Körperregion. Nach Schnittserien in transversaler, horizontaler und medianer Längsrichtung rekonstruiert und schematisiert. Von oben gesehen. Darm, Gonaden und der größte Teil der Chloragogenzellen sind weggelassen. Aus der Ampulle  $A_1$  ist ein Stück der Wandung herausgeschnitten gedacht, daß man in das Innere sieht.  $A_1$  erste Ampulle des Segments.  $A_2$  zweite Ampulle des Segments.  $I, II, III, IV, V$  die fünf äußeren Ringel eines Segments.  $Oe_1$  Öffnung des Nephridiums in die Endblase.  $Oe_2$  Öffnung der Endblase nach außen.  $p$  Stellen wo einzelne Drüsenabschnitte sich aneinander legen. Von  $x$  bis  $z$  ist die Drüse genau rekonstruiert. Im Übrigen Verlauf ist dieselbe sehr schematisiert. Vergr. ca. 80.

Fig. 2. Stück der Epidermis nach einem Zupfpräparat des 1. lebenden Tieres. Vergr. 450.

Fig. 3. Stück der Epidermis (Zupfpräparat). Vergr. 600.

## Tafel VIII.

Fig. 1. Schiefschnitt durch die Drüse des Nephridiums. Vergr. 600

Fig. 2. Schnitt durch die Drüse.  $KM$  Körpermuskelzellen Vergr. 600.

Fig. 3. Querschnitt durch die Drüse. Vergr. 600.

Fig. 4. Schiefschnitt durch die 2. aneinander gelegten Drüsenabschnitte  $I$  und  $II$ . Vergr. 900.

Fig. 5. Schnitt durch die Drüse mit Umgebung.  $J$  Inhalt der Blutbahnen, denen die Chloragogenzellen aufsitzen.  $Ne, Ne_1, Ne_2$  drei verschiedene Abschnitte der Drüse im Querschnitt. Bei  $A, A_1$  u.  $A_2$  ist die Grenze zwischen Drüse und Chloragogenzellen fast unkenntlich. Vergr. 600.

Fig. 6. Schnitt durch die Drüse. Vergr. 900.

Fig. 7. Ausführungsgang der Endblase nach außen. Vergr. 600.

Fig. 8. Ausführungsgang der Endblase von Hirudo.  $rm_1$  innerer Sphincter.  $rm_2$  einzelne Ringmuskeln der Sphincterblase.  $rm_3$  äußere Sphincter.  $M$  Körpermuskulatur. Vergr. 450.

Fig. 9. Schiefschnitt durch den Trichter. Bei  $A$  ist die Verbindung mit der Drüse zu suchen. Vergr. 900.

## Tafel IX.

Fig. 1. Schnitt durch den Centralkanal  $C_1$ . Vergr. 900.

Fig. 2. Schnitt durch die Drüse mit Centralkanal  $C_1, C_2, C_3$ . Vergr. 900.

Fig. 3. Schnitt durch die Drüse mit Centralkanal  $C_1, C_2, C_3$ . Vergr. 600.

Die 3 Schnitte Fig. 1, 2, 3 sind aufeinanderfolgend.

Fig. 4. Querschnitt durch den mittleren Teil der Drüse. Vergr. 900.

Fig. 5. Querschnitt durch den unteren Teil der Drüse. Vergr. 900.

Fig. 6. Schnitt durch die Drüse. Vergr. 450.

Fig. 7. Querschnitt durch die Drüse. Vergr. 600.

Fig. 8. Drüse mit aufsitzenden Chloragogenzellen. Nach dem lebenden Tier. Vergr. ca. 450.

Fig. 9. Schnitt durch eine Blutbahn (i) mit aufsitzenden Chloragogenzellen. Vergr. 600.

Fig. 10. Querschnitt durch die Endblase. Vergr. 600.

Fig. 11. Anschnitt der Endblase.  $M_1$  Öffnung des Ausführungsganges nach außen.  $M_2$  Öffnung der Endblase in den Ausführungsgang.  $M_3$  Öffnung des Nephridiums in die Endblase. Vergr. 600.

Fig. 12. Querschnitt durch eine Ampulle.  $Trb$  Basis der blasenförmigen Erweiterung des Trichters. Vergr. 450.

Fig. 13. Oberflächenschnitt derselben Ampulle. Vergr. 450.

Fig. 14 ( $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ ) und Fig. 15 ( $\alpha, \beta, \gamma$ ) sind 2 Serien durch die Wimperkrone.  $a, b, c, d, e, f, g, h$  Kronenzellen. (Von einem jungen Tier.) Vergr. 450.

#### Tafel X.

Fig. 1. Schema des Blutgefäßsystems von *Nephelis*. Vergr. ca. 10 (nach dem lebenden Tier).

Fig. 2, 3, 4. Drei aufeinander folgende Schnitte durch die Drüse mit dem Centralkanal  $a, b, c$  (Umrisszeichnung). Vergr. 450.

Fig. 5. Schnitt durch das Saugnapfganglion. Vergr. 600.

Fig. 6. Schnitt durch eine Ampulle. Vergr. 900.

Fig. 7 und 8. Zwei aufeinander folgende Schnitte durch eine Ampulle. Vergr. 600.

Fig. 9. Wimperkronzelle mit Kern. Vergr. 600.

Fig. 10. Zweigelappte Wimperkronzellen des erwachsenen Tieres. Vergr. 450.

Fig. 11 ( $a, b, c, d$ ) und Fig. 12 ( $a, b$ ). Eine Reihe von Chloragogenzellen vom Stadium der Lymphzelle bis zur dem Zerfall nahen Chloragogenzelle. Nach Zupfpräparaten des lebenden Tieres. Vergr. 600.

# Eibildung und Furchung bei *Cyclas cornea* L.

Von

Dr. phil. Heinrich Stauffacher.

(Aus dem zoologischen und vergleichend-anatomischen Laboratorium  
beider Hochschulen in Zürich.)

Mit Tafel XI—XV und einer Abbildung im Text.

---

## Methoden der Untersuchung.

Um die Anwendung von Säuren behufs Entkalkung der Schalen möglichst zu vermeiden, isolierte ich Zwitterdrüse und Kiemen und nahm diejenigen Embryonen, bei denen ich die Anwesenheit einer Schale voraussetzen konnte, sorgfältig aus ihren Brutsäckchen heraus. Nachher wurden die erstgenannten Objekte in Sublimat fixiert, in steigendem Alkohol gehärtet und in Hämalaun gefärbt. Dieses Verfahren ergab mir sehr günstige Präparate, die an und für sich schon genügt hätten, mich über die hauptsächlichsten Fragen ins Klare zu setzen. Auch für histologische Untersuchungen bei Mollusken lassen sich die genannten Flüssigkeiten mit Vorteil anwenden.

Ich vermied auf diese Weise jegliche Quellung, eine Erscheinung, die bei diesen zarten Objekten ausnahmslos eintritt und sehr lästig wird, wenn man z. B. Boraxkarmin als Färbemittel anwendet und nachher mit salzsaurem Alkohol auswäscht.

Dessenungeachtet fixierte ich auch ganze Tiere mit und ohne Schalen, wobei eine Entkalkung jeweilen natürlich nicht zu umgehen war. Diese Präparate, mit Boraxkarmin gefärbt, wurden aber nur zur Entscheidung allgemeiner Fragen: Lage der Genitalien, der Ausführgänge etc. herangezogen. Auch in denjenigen Fällen, wo bei Hämalaunpräparaten die Eimembran nicht absolut deutlich wahrgenommen werden konnte, leisteten sie gute Dienste, indem die zarte Haut, infolge eingetretener Quellung, hier immer leichter zu sehen war.

Endlich brachte ich noch zwei Verfahren in Anwendung, die mir vielversprechend erschienen, nämlich Fixierung mit Chrom-Osmium-Essigsäure (nach FLEMMING) und mit Platinchlorid-Osmium-Essigsäure (nach HERMANN). Leider enthielten die hiermit behandelten Kiemen, wie es sich nachher herausstellte, weder Eier noch Furchungsstadien, und damit fällt auch mein Urteil über diese Arten der Konservierung vorläufig dahin.

*Cyclas cornea* L. findet sich im Bodenschlamm der Weiher und Seen um Zürich herum so häufig, daß mir die Herbeischaffung sehr zahlreichen Materials keine Schwierigkeiten bereitete. Ich konservierte deshalb möglichst viel und verfügte schließlich über ca. 120 Schnittserien und über fast 50 isoliert eingebettete Muscheln und größere Embryonen. Die Schnitte, mit Minot's Mikrotom hergestellt, waren meistens  $\frac{1}{100}$  mm, höchstens  $\frac{1}{150}$  mm dick. Die Schnittrichtung war, wenigstens für die Eier und die in den Kiemen eingeschlossenen Entwicklungsstadien, eine rein zufällige. Größere Embryonen wurden vorher orientiert.

Die Furchungsstadien sind also aus Serien konstruiert worden. Ich habe in Fig. 14 *a—g* die Probe einer solchen durch das 3-zellige Stadium wiedergegeben. — Die einzelnen Schnitte wurden zunächst auf Glasplatten gezeichnet und genau aufeinandergelegt, wobei ich begreiflicherweise auf die Zellkerne, ihr Verschwinden und Auftauchen viel mehr Wert legte, als auf die Zellgrenzen. Die Zeichnung entwarf ich bei 900-facher Vergrößerung stets unter Zuhilfenahme des Abbe'schen Zeichnungsapparates und prüfte sie in etwas schwierigen Fällen mit Zeiss' homog. Immers. (1500fache Vergrößerung) auf ihre Richtigkeit.

Endlich suchte ich mir auch dadurch ein körperliches Bild des Objektes zu verschaffen, daß ich die einzelnen Kerne, aus Wachskügelchen geformt, in genau berechneter Entfernung und in der Reihenfolge ihres Auftauchens mit Hilfe von Nadeln fixierte und in dieser Weise auf allerdings etwas umständlichem, aber zuverlässigem Wege zur Rekonstruktion der Objekte gelangte.

Bemerken möchte ich endlich noch, daß mir in den allermeisten Fällen für ein Furchungsstadium mehr als eine Serie zur Verfügung stand. So fand sich beispielsweise das dreizellige Stadium in 7 verschiedenen Serien, das vierzellige in 6 solchen, die Stufe der Mesodermbildung in 9 Fällen vor.

## I. Die Eibildung.

Cyclas ist hermaphroditisch. Die Gonade, aus zwei lappig verästelten Drüsen bestehend, liegt zwischen Leber, Darm und Niere und wurde bereits von SIEBOLD, dann von LEYDIG (40) und STEPANOFF (53) beschrieben. Letzterer berichtet darüber folgendes (p. 2): „Jede Drüse bildet einen Schlauch mit blasenartigen Ausbuchtungen, der unmittelbar in den Ausführungsgang übergeht. Die Größe der einzelnen Aussackungen ist verschieden, dieselben werden im allgemeinen immer kleiner, je mehr sie sich dem Ausführungsgang annähern. Nur die vorderste Ausstülpung macht eine Ausnahme, indem sie sich durch ihre Größe von allen merklich auszeichnet. . . . Der ganze Schlauch ist von einer homogenen Membran gebildet und enthält im Innern ovale, 0,014 mm große Epithelialzellen. Der Ausführungsgang stellt am Anfang einen 0,052 mm und weiter 0,039 mm breiten Kanal vor, der von dichtstehenden säulenförmigen Epithelialzellen mit lebhaft flimmernden Wimpern ausgekleidet ist.“

Die Abbildung hiezu (Taf. I, Fig. 1 und 2) ist indes nicht so klar, wie man nach dieser meist zutreffenden Beschreibung erwarten könnte. Die Epithelialzellen sind als rundlich-ovale, allseitig von einer Membran begrenzte Elemente gezeichnet, die weder unter sich, noch mit der zarten Follikelwand in irgend einer näheren Beziehung stehen, während sie faktisch dieser letzteren ausnahmslos ansitzen, also nach innen zu ein einschichtiges Epithel länglicher Zellen bilden, wie dies schon v. JHERING (25) für *Scrobicularia biperata* nachwies, wo die epithelialen Zellen allerdings bedeutend flacher zu sein scheinen.

Die Scheidewände der Epithelzellen sind nicht immer, oft sogar nur ausnahmsweise bis zur Follikelwand zu verfolgen. Da dies aber doch in vielen Fällen möglich ist (Fig. 6 b, 10 a, 10 c), so bin ich, wie FLEMMING (13), der Ansicht, daß hier kein Syncytium vorliegt.

In der strukturlosen Wandung, die den Follikel begrenzt, konnte ich keine Zellkerne konstatieren.

Die Eier trifft man, wie STEPANOFF (l. c. p. 3) richtig angibt, nur in einer einzigen Aussackung, während die anderen Follikel je einer Geschlechtsdrüse ganz mit Samenmutterzellen und Sperma erfüllt sind. Eine Faltung der Eifollikelwand tritt

nur gelegentlich ein (Fig. 3 und 10), während z. B. das Ovarium der Chitonon von HALLER (17) als vielfach gefalteter Sack beschrieben wird.

Die ersten Vorgänge bei der Bildung der Eier konnten von STEPANOFF nicht beobachtet werden, was bei der Mangelhaftigkeit der damals noch in Anwendung gebrachten Untersuchungsmethoden leicht begreiflich ist.

Betrachten wir das Keimlager eines Ovarialfollikels etwas genauer, so bemerken wir neben den gewöhnlichen, cylindrischen Epithelzellen noch andere Elemente. Sie sind in den Fig. 7 und 9 angedeutet, mit *ue* bezeichnet und unterscheiden sich von den epithelialen Zellen in folgenden Punkten:

1) Sind sie meist rund, oft auch rundlich-oval und liegen  
2) der strukturlosen Membran (*z*) innig und mit der Breitseite an (Fig. 7).

3) Sie besitzen einen großen kugligen Kern, der fast die ganze Zelle ausfüllt und einen großen, stark färbbaren Nucleolus (Fig. 9 *nm*) aufweist.

4) Das Protoplasma der Zelle ist ganz hell und färbt sich mit Hämalaun nicht, während die gewöhnlichen Epithelzellen immer tingiert waren.

5) Das Chromatin des Kerns bildet kein fädiges Gerüst, sondern erscheint in eine Menge größerer und kleinerer Körnchen aufgelöst. Diese lassen sich durch Hämalaun stets färben.

Nur aus diesen Zellen gehen in der Folge Eier hervor, während sich die anderen Elemente des keimbereitenden Lagers ganz indifferent verhalten. Wir bezeichnen deshalb jene Zellen als Ureier.

Ähnlich verhalten sich nach BROCK (5) die Ureier der stylomatophoren Pulmonaten. Er sagt nämlich p. 356: „Die Ureier sind rundliche Zellen mit einem großen, runden, hellen, häufiger centralen als excentrischen Kern und einem großen Kernkörperchen. Die angewandten Tinktionen färbten das Kernkörperchen intensiv, das Protoplasma auch noch ziemlich stark, der Kern aber blieb hell und es kam keine einem Kerngerüst vergleichbare Bildung zustande.“ Auch hier sitzen die Ureier ausnahmslos der Wand der Alveolen an.

Mit BROCK stimmt HALLER (l. c.) überein: „Bei sorgfältigem Durchmustern größerer Flächenbilder fällt es auf, daß bei mancher dieser sonst gleichförmigen Zellen (des Keimlagers) der Kern

*Primitiv  
Egg*

nicht tingiert wird <sup>1)</sup>, vielmehr hell glänzend erscheint und neben seiner bedeutenden Mächtigkeit ein großes Kernkörperchen in sich birgt. Es sind dies die Zellen, die sich später zu Eiern entwickeln.“

Die verschiedene Tingierbarkeit der Zellelemente von Cyclas einerseits und der hier citierten Fälle andererseits beruht auf der verschiedenen Wirkung der angewendeten Farbstoffe. Wir werden später noch einmal auf einen auffallenden Unterschied zwischen Hämalan und den Karminfarbstoffen stoßen.

Verfolgen wir das Schicksal eines Ureies etwas genauer. In Fig. 1 sehen wir, daß sich die Zelle bedeutend vergrößert hat und nunmehr einen grobkörnigen, dunkeln Inhalt zeigt. Die Stoffzufuhr kann kaum anderswoher als durch die zarte Follikelwand erfolgt sein, der das Urei auch jetzt noch dicht anliegt. Der Kern zeigt dasselbe Aussehen wie vorhin. Der Nucleolus ist bedeutend größer geworden und ist auch in diesen Stadien immer nur in Einzahl vorhanden <sup>2)</sup>).

Infolge der Aufnahme von Substanz dehnt sich die Zelle ~~we~~ bedeutend aus, was man leicht aus dem Bestreben schließen kann, nach der Seite, wo der geringste Widerstand vorhanden ist, durchzubrechen: Es drängt sich, wie Fig. 1 zeigt, die Ureizelle keilförmig zwischen den indifferenten Zellen des Epithels gegen den freien Follikelraum vor, die benachbarten Zellen (*ep*) beiseite schiebend.

Sobald der vorher allseitigem Druck ausgesetzte Inhalt der Eizelle den Hohlraum erreicht, fängt er an, sich hier auszudehnen, wie Fig. 2 zeigt. Da von dieser Seite kein entsprechender Gegen-  
druck stattfindet, so wird der größte Teil des Eiinhaltes durch die Epithelzellen ausgepreßt, so daß die Verbindung mit der Wandung des Ovariums bis auf einen ganz dünnen Strang reduziert wird.

Der Kern folgt dem übrigen Inhalt ebenfalls, aber nur bis zu einem gewissen Grade. Er hat sich unterdessen vergrößert, die Chromatinsubstanz aber ist körnig geblieben und hat sich vorzugsweise peripher angeordnet.

Man sollte nun erwarten, daß der Kern aus dem Bereiche

---

1) Als Färbemittel wurde Karmin angewendet.

2) Dagegen treten nicht selten neben diesem Hauptnucleolus noch kleinere Nebennucleolen auf, wie wir z. B. aus Fig. 6 b (*ue*) ersehen.

des Keimlagers entfernt, an den Boden der Zelle sinke. Das ist aber nicht der Fall. Er behält im Gegenteil die in Fig. 2 angedeutete Lage in der Nähe der Epithelzellen eine geraume Zeit lang bei, wie dies die Fig. 3, 4, 5, 6 und 7 beweisen. Wir werden dieses eigentümliche Verhalten späterhin zu erklären versuchen.

Im vorgewölbten Teil ist der Eiinhalt bedeutend heller, als in der der Follikelwand zunächst liegenden Partie und zeigt ein wolkiges Aussehen. Was uns hier aber am meisten interessiert, das ist das Auftreten der Eimembran (Fig. 2 *me*), die den frei vorragenden Teil umsäumt. Es wird eine der Hauptaufgaben des vorliegenden Abschnittes sein, über den Ursprung derselben Aufschluß zu erlangen.

V. JHERING, der sich ebenfalls mit der Lösung dieser Frage befaßte, stellt zwei Möglichkeiten in Aussicht: „Die Membran könnte ebenso gut ein Produkt des Eies sein, wie von der Wandung des Eierstockes herkommen. Eine Eiweißdrüse fehlt den Muscheln vollständig.“ Er hält aber selbst die erstere Ansicht für viel wahrscheinlicher, daß nämlich die Eihüllen der Acephaleneier wohl sämtlich vom Ei selbst erzeugt werden.<sup>1</sup>

Das Vorwölben des Eiinhaltes in den freien Follikelraum geht ganz allmählich vor sich und es wäre an der Hand meiner Präparate ein leichtes, die Differenz zwischen den Figuren 1 und 2 durch alle wünschbaren Zwischenstadien auszufüllen. Konstant zeigt sich aber hiebei folgende Erscheinung: Sobald die nackte<sup>1)</sup> Inhaltsmasse des sich vergrößernden Ureies den Hohlraum erreicht, bildet sich an dieser frei werdenden Stelle sofort eine Membran. Diese reicht hier wie in allen folgenden Stadien nur bis zu dem das Ei begrenzenden Epithellager, ohne jemals zwischen dieses und die Eizelle hineinzugreifen.

Nach dieser Beobachtung würde wirklich die Eihaut als eine Bildung des Eies selbst zu betrachten sein. Wir werden aber in dieser Überzeugung noch bedeutend bestärkt, wenn wir Fig. 10 etwas genauer ansehen, wo drei aufeinanderfolgende

---

1) Dieser Ausdruck soll nur den Gegensatz zu dem mit einer Eimembran versehenen Inhalt hervorheben. Es bleibt dabei die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß die Differenzierung der äußersten Schicht des Plasmas zu einer resistenteren Hülle dennoch existiert.



Schnitte einer Serie dargestellt sind. Es fällt uns hier zunächst auf, daß sich zwei Eizellen  $e_2$  und  $e_3$  direkt berühren (Fig. 10 c). Jedenfalls lagen schon die Ureier, aus denen sie hervorgingen, einander sehr nahe und drängten sich ungefähr zu gleicher Zeit in den Follikelraum vor. Diese beiden Zellen bilden nun, wie wir aus den Fig. 10 a—c ersehen, ebenfalls nur da eine Membran, wo sie mit der Follikelflüssigkeit direkt in Berührung kommen. Reicht die Begrenzung durch das Epithel weit nach unten (Fig. 10 a, b  $e_2$ ), so ist die Membranbildung auf der ganzen Strecke unterblieben; ragen dagegen die Epithelzellen nur wenig vor, so reicht auch die Eimembran weit gegen die Follikelwand hinauf. Aber auch in dem Falle (Fig. 10 c), wo sich die zwei Eier selbst begrenzen, kommt es, bevor die vordringenden Spitzen derselben die Höhlung erreichen, nicht zur Bildung einer Membran, wir sehen vielmehr, daß die Inhalte der zwei Zellen  $e_2$  und  $e_3$  geradezu ineinander überfließen. Daß allfällig an dieser Stelle vorgebildete Membranen durch gegenseitige Berührung nachträglich aufgelöst werden könnten, ist von vornherein ausgeschlossen, indem sich die ganz reifen Eier immer mehr oder weniger berühren, ohne auch nur im geringsten eine solche Resorption zu zeigen, und auch zwischen den Zellen  $e_1$  und  $e_2$  (Fig. 10 a—c), deren Membranen einander unmittelbar anliegen, ist nichts Derartiges zu sehen.

Wir sagen also: Die Eimembran ist zweifellos eine Bildung des Eies selbst und zwar entsteht sie je-  
 weilen nur da, wo der Eiinhalt mit der Follikelflüssigkeit in Kontakt gerät; es unterbleibt dieselbe dagegen an allen denjenigen Partien der Eioberfläche, wo begrenzende Elemente diesen Kontakt zum vornherein verhindern, und zwar ist es gleichgiltig, ob Epithelzellen, was meistens der Fall sein wird, oder benachbarte Eier die isolierende Schicht bilden.

Welches das Schicksal einer solchen Doppelzelle, wie sie Fig. 10 c zeigt, sein mag, kann ich nicht entscheiden; es hat dies an der Stelle weiter auch keinerlei Bedeutung. Wahrscheinlich geht der Kern einer der Zellen  $e_2$  oder  $e_3$  ein; denn in keinem reifen Ei habe ich jemals zwei Kerne entdeckt, ob-  
 schon es denkbar ist, daß ein Zusammenfließen zweier oder vielleicht mehrerer Zellen oftmals vorkomme.

Eine ebenfalls interessante Erscheinung zeigt Zelle  $e_3$ ,

(Fig. 10 a, b, c). Sie liegt gerade an der Stelle, wo die Follikelwand eine kleine Faltung ausführt. Auf der einen Seite wird die Zelle *e*, weit gegen den Eierraum hin von Epithelzellen begrenzt, weshalb auch hier die Membranbildung unterbleibt, während auf der anderen Seite die Epithelzellen infolge der scharfen Biegung der Wandung des Ovariums weit abstehen. Diese Seite der Zelle ist nun bis zur strukturlosen Membran hinauf vollständig frei und es muß daher, falls die oben ausgesprochene Behauptung richtig ist, auf der ganzen Strecke zur Bildung einer Eihaut kommen, was auch thatsächlich der Fall ist.

Was die Abscheidung einer Membran an der Eioberfläche speziell hervorruft, ist wohl schwer zu sagen; ich bin der Meinung, daß dies auf einer Einwirkung der Follikelflüssigkeit auf das nackt hervorquellende Plasma beruht.

Es ist aus dieser Darstellung noch eine wichtige Konsequenz zu ziehen. Wir wissen nunmehr, daß der Eiinhalt nur ganz allmählich in den Follikelraum vordringt und daß er sich hier sofort mit einer Membran bekleidet. Da aber immer neue Partien nachrücken, so entstehen auch immer neue Membranstücke. Die Eihaut der Zelle *e* Fig. 2 wurde somit nicht auf einmal in ihrer ganzen Ausdehnung gebildet, sondern entstand nach und nach. Das Ei wird successive umhüllt, je weiter es in den Follikelraum vordringt.

Die dichte Ansammlung von Körnchen, die wir in Fig. 2 in dem der Follikelwand zunächst gelegenen Teil der Eizelle antrafen, läßt die Vermutung zu, es finde von der Wandung her immer noch eine reichliche Stoffzufuhr statt, während die untere Partie wohl deshalb heller geworden ist, weil sie einen gewissen Teil ihrer Substanz zur Bildung der Membran verwenden mußte. Diesen relativ hellen, wolkigen Inhalt findet man nämlich nur in den soeben aus dem Epithellager hervorgequollenen Eizellen; auf späteren Stufen gleicht sich der Unterschied allmählich wieder aus.

Wo eine Faltung der Ovarialwand eintritt wie in Fig. 3, da legt die Eizelle oft einen bedeutenden Weg zurück, bevor sie die Follikelhöhle erreicht, und dementsprechend wird auch ihr Verbindungsstrang mit der Wand lang und dünn. Der Kern zeigt auch hier wie in Fig. 2 körniges, wandständiges Chromatin, enthält aber nunmehr zwei Nucleolen. Sie sind ungleich groß und hängen auf diesen Entwicklungsstadien immer zusammen.

Diese merkwürdige Erscheinung war schon LEYDIG (40) und

STEPANOFF (l. c.) bekannt. Ferner wird sie konstatiert von FLEMING (15) für die Eier von *Unio* und *Tichogonia polymorpha*, ebenso (11) für *Anodonta*. Nach CLAPARÈDE (6) zeigt auch das Ei des Regenwurms, nach O. HERTWIG (22) dasjenige von *Helix*, *Tellina* und *Asteracanthion* etc., nach HUBRECHT und HEUSCHER (56) dasjenige von *Proneomenia*, nach LÖNNBERG (57) diejenigen von *Doris proxima*, *Mytilus* und *Aeolidia* einen doppelten Nucleolus.

Es war mir unmöglich, über die Bildung des doppelten Nucleolus aus dem einfachen (Fig. 2) Aufschluß zu erlangen. Da aber bereits von LEYDIG die Beobachtung gemacht wurde, daß sich am Kernkörper gelegentlich eine Art von Knospen bilden, so bin ich nicht abgeneigt, die beiden Nucleolen des *Cyclas*-Eies auf diese Weise auseinander entstehen zu lassen. Später (Fig. 8) lösen sich die beiden Teile auch etwa von einander ab und liegen dann, wie dies bei *Unio* z. B. der häufigere Fall ist, getrennt. In einigen Fällen (Fig. 7) war der Hauptnucleolus sogar dreiteilig.

Während sich nun die beiden Teile mit Hämalaun gleich tiefblau färbten, so daß zwischen ihnen nur noch ein Größenunterschied bestand (Fig. 4, 6 b, 7, 8), zeigten sie gegen Boraxkarmin ein ganz verschiedenes Verhalten: Der kleinere war hierbei bedeutend lichtbrechend und stärker tingiert als der größere, der überdies in der Säure stark gequollen war (Fig. 3, 10, 12) und nur fein granuliert erschien.

In den sackförmigen Teil der in den Follikelraum vorragenden Eizelle ergießen nun die angrenzenden Epithelzellen ihren feinkörnigen Inhalt. Wir treten damit auf die Bedeutung der indifferenten Elemente des Keimlagers und ihr Verhältnis zu den Eizellen ein.

Daß keine Geschlechtsprodukte aus ihnen hervorgehen, wurde schon früher betont, dagegen spielen sie entschieden eine bedeutende Rolle bei der Ernährung des Eies, ähnlich wie dies für die Insekteneier konstatiert ist.

In erster Linie sehen wir, daß die der Eizelle zunächstliegenden Epithelzellen sich mit dem wachsenden Ei bedeutend verlängern, welches Bestreben schon in Fig. 2, in vermehrtem Maße aber in Fig. 3 zu konstatieren ist. Ihre Kerne verlassen dabei den früheren Standpunkt und rücken weiter nach unten (Fig. 3, 6 b, 10), oder verlängern sich so stark, daß sie fast die ganze Länge der Zelle einnehmen (Fig. 5). Es wäre der Grund dieser Bewegungen nicht einzusehen, wenn die Epithelzellen an der

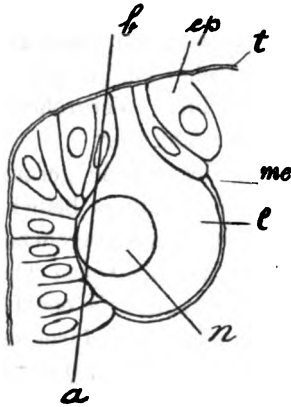
weiteren Entwicklung des Eies keinen Anteil năhmen.  brigens erinnert diese Erscheinung auffallend an das Verhalten des N hrfaches bei den Insekteneiern. KORSCHOLT (32) sagt hier ber (p. 75): „Bekanntlich erstreckt sich die Th tigkeit der N hrzellen nur auf eine bestimmte Zeitperiode der Eibildung. Anfangs sind die N hrzellen noch wenig umfangreich und ihr Kern zeigt eine regelm  ige Form, aber auch die Eizelle ist in solchem Stadium noch verh ltnism  ig klein. Mit ihrer Vergr  erung nehmen auch die N hrzellen bedeutend an Umfang zu.“

Es fiel uns ferner auf, da  der Kern der Eizelle geraume Zeit hindurch seine Lage in der N he des Epithellagers beibeh lt (Fig. 3, 4, 6, 7), um erst bei den der Reife entgegengehenden Eiern weiter nach unten zu r cken (Fig. 8, 9, 11). Diese Tatsache darf angesichts der Untersuchungen KORSCHOLT's ebenfalls nicht unber cksichtigt gelassen werden; auch beim Insektenei findet er n mlich „in gewissen Stadien der Entwicklung das Keimbl schen gew hnlich dem N hrfach dicht anliegend. Sp terhin, wenn die N hrzelle der Ver nderung anheimf llt . . . kann es weiter nach unten r cken“ (p. 36).

Eine Formver nderung des Eikerns habe ich nicht konstatieren k nnen, dagegen scheint seine M chtigkeit in diesen Stadien mit gro er Wahrscheinlichkeit f r eine in seinen Bereich fallende Aufnahme und Abgabe von Substanz zu sprechen.

Zur absoluten Gewi heit aber wird uns die Vermutung, die Epithelzellen m chten dem Ei zu dessen weiterem Ausbau Material liefern, wenn wir Fig. 4 betrachten: Die ringsum an den sackf rmigen Teil des Eies sto enden indifferenten Zellen zeigen einen f rmlichen Strom ihres Inhaltes nach der Eizelle hin. Ohne Ausnahme tritt diese Erscheinung bei den unmittelbar dem Keimlager entquollenen Eiern auf, und sie ist in meinen Pr paraten in Hunderten von w nschbar klaren F llen zu sehen. — Die Epithelzellen liefern also dem Ei N hrmaterial, und zwar d rfen sie auf dieser Stufe wohl den Hauptanteil an der Ern hrung des Eies tragen. Damit im Zusammenhang stehen zweifellos die schon oben angedeuteten Orts- (und Gestalts-) Ver nderungen der Kerne und zwar ganz im Einklang zu den bei Insekteneiern beobachteten Erscheinungen: „Der Eikern n hert sich der Zone, in welcher die Aufnahme am st rksten vor sich geht, die Follikelkerne derjenigen der intensivsten Abscheidung. F r beide Prozesse scheint der Zellkern von Bedeutung zu sein, obwohl beide verschiedener Natur sind.“ (KORSCHOLT, l. c. p. 78.)

Es kann auch der Fall eintreten, daß da, wo eine Biegung oder Faltung der Ovarialwand eintritt, dem Ei selbst von verschiedenen Seiten Nährmaterial zufließt, wie dies z. B. Fig. 6a zeigt. Die Zeichnung würde dem in der nebenstehenden Figur senkrecht zur Tafelebene geführten Schnitt *a—b* entsprechen.



Die Bezeichnungen entsprechen denjenigen der Tafeln.

Das Nährmaterial wird vom Plasma der Eizelle jedenfalls vollständig assimiliert; wenigstens verhält sich der gemischte Inhalt derselben ganz wie der von Nahrungsdotter freie. Ich schließe dies aus folgender Erscheinung: Indem das Ei mehr und mehr Nährstoff aufnimmt, sinkt es vermöge der zunehmenden Schwere immer weiter in den Follikelraum hinein. Hierbei kommen wieder neue Partien der Eioberfläche mit der Follikelflüssigkeit

in Berührung, und zwar solche, deren Inhalt bereits gemischt ist. Auch in diesem Fall aber tritt an den betreffenden Stellen sofort Membranbildung auf. Wir ersehen dies z. B. aus den Fig. 6a und 6b, die zwei aufeinanderfolgende Schnitte einer Serie darstellen: Während die mehr der Follikelwand zuliegenden und noch isolierten Partien der Epithelzellen, deren Inhalt ganz nur aus Nahrungsdotter besteht, gegen den Eierraum hin ihre eigene Begrenzung besitzen (Fig. 6a), ist dieselbe auf dem tiefer liegenden Schnitt (Fig. 6b), wo das Nährmaterial vollständig in den Bereich des Eiplasmas getreten ist, durch eine Eimembran ersetzt. Die Eimembran rückt demnach auch jetzt, successive an der Oberfläche des gemischten Inhaltes sich bildend, an der ganzen Peripherie der Eizelle immer dicht an das bei der Ernährung nicht beteiligte Epithellager hinauf.

Es handelt sich nun um die Frage: In welcher Form tritt der Nahrungsdotter in die Eizelle ein? „BLOCHMANN nimmt an, daß die Nährsubstanz, welche dem Ei der Insekten von den Epithelzellen zugeführt wird durch Diffusion, also flüssig und nicht in Form feiner Körnchen in das Ei gelange. Er schließt dies daraus, daß er im Innern der Follikelzellen Körnchen von gleichem

Verhalten wie die im Ei liegenden nicht nachweisen konnte.“ KORSCHULT (l. c. p. 36) dagegen ist der Ansicht, „daß die von den Nährzellen produzierte Substanz in Form kleiner Kügelchen an das Ei abgegeben werde“ und zwar deshalb, weil am Epithel sehr feine Körnchen oft in dichtester Anlagerung getroffen werden. „In solchen Fällen läßt sich (auf Schnitten) die Grenze zwischen Epithel und Eisubstanz nicht feststellen.“ (p. 77.)

Meine Befunde am *Cyclas*-Ei stützen entschieden die Ansicht KORSCHULT's. In Fig. 4 z. B. erkennt man eine distinkte Begrenzung des Epithels nicht, sondern der Inhalt der Epithelzellen geht direkt in denjenigen der Eizelle über. Wir nehmen hierbei natürlich an, daß eine Auflösung der Scheidewände des Epithels stattfindet und dies tritt auch wirklich ein, wie Fig. 6 a beweist. Die gegen den Eihalt zu liegende Begrenzung der einzelnen Epithelzellen ist bereits vollständig verschwunden und auch die radiär stehenden Scheidewände sind zum Teil schon resorbiert. Die Auflösung erfolgt, wie wir sehen, von innen nach außen.

Auch die andere Erscheinung, von der KORSCHULT berichtet, nämlich dichte Ansammlung von Körnchen an den Begrenzungsflächen von Epithel- und Eizellen, findet sich gelegentlich vor (Fig. 6 b, Fig. 7). Diese Anhäufung sehe ich aber immer nur innerhalb der Eizelle auftreten, während die angrenzenden Teile der Epithelzellen der Körnchen oft fast ganz entbehren, vielleicht deshalb, weil dieselben schon in den dichteren Inhalt des Eies aufgenommen wurden. An solchen Stellen ist allerdings oft die Begrenzung zwischen Epithel- und Eizelle so scharf, daß man eine Scheidewand glaubt annehmen zu müssen, obschon die Anwesenheit einer solchen aus Analogie mit den klareren Fällen Fig. 4 und 6 a auch hier sehr unwahrscheinlich ist.

Wollen wir schließlich also unentschieden lassen, ob die gesamte Dottermasse in fester Form ihren Ursprung nimmt, zweifellos ist, daß sie von den Epithelzellen geliefert wird und daß diesen also sekretorische Funktion zukommt.

Nach WILL (58) wäre das Ei von *Cyclas* weder eine Zelle noch ein Zellkomplex, sondern das Produkt der Tätigkeit mehrerer Zellen. Dem gegenüber macht aber KORSCHULT (34) mit Recht folgendes geltend: „Wie die Amöbe durch Aufnahme und Assimilation von Nahrung ihre Einzelligkeit bewahrt, so verliert auch das Ei durch die Aufnahme von Abscheidungsprodukten seine Zellennatur nicht, wenn es auch infolge der reichlichen Auf-

nahme fremder Substanzen den gewöhnlichen Umfang einer Zelle überschreitet.“ (p. 690.)

Einen Zug der Körnchen gegen den Kern hin, wie ihn KORSCHULT (32, p. 21) für die Eier der Insekten nachwies, habe ich auch mehrmals beobachtet (Fig. 7). Ebenso zeigt der Inhalt der unteren Partie der Eizelle meistens eine strahlige, auf den Kern zu gerichtete Anordnung (Fig. 6 b, 7, 10).

Nach und nach ziehen sich nun die Epithelzellen von der Eizelle wieder zurück. Die Abschnürung derselben ist in Fig. 7 deutlich zu sehen. Die der Eioberfläche noch anhaftenden Partien der Nährzellen werden wohl über kurz oder lang von der Eizelle absorbiert. In Fig. 8 ist die Rückbildung der Epithelzellen noch weiter vorgeschritten und in Fig. 9 sehen wir wieder das normale Epithellager vor uns. Auch die Kerne der Nährzellen verfügen sich dabei in ihre ursprüngliche Lage zurück. Sie werden diese um so später erreichen, je weiter sie nach unten gedrückt waren, d. h. je mehr sich die ihnen zugehörigen Zellen verlängert hatten (Fig. 8 und 9). Von diesem Zeitpunkt an sinkt der Kern der Eizelle weiter nach unten. Es findet eben am oberen Pol keine Zufuhr von Nährmaterial mehr statt und dementsprechend wird an jenem Punkt auch keine Anziehung mehr auf das Keimbläschen ausgeübt.

Die Eizelle hängt nun, wie in Fig. 2, bloß noch am „Eistiel“, d. h. an dem von Anfang an bestehenden Verbindungsstrang mit der Follikelwandung. Ich muß annehmen, daß auch von dieser Seite her ein kontinuierlicher Zufluß von Material zur Eizelle bestand, und zwar hält dieser sogar länger an, als die Aufnahme von Nahrungsdotter. Die wahrscheinlich protoplasmatische Substanz des „Eistiels“ zeigt eine feinstreifige Struktur (Fig. 8 und 9) ganz so, wie dies z. B. von O. und R. HERTWIG am Eistiel der *Sagartia parasitica* konstatiert wurde. Die feinen Stäbchen oder Fäserchen nehmen hierbei ihre Richtung konstant auf den Kern der Eizelle zu. Auf günstigen Schnitten (Fig. 8 und 9) läßt sich sogar eine scharfe Grenze zwischen diesem Material und dem übrigen Inhalt des Eies nachweisen.

Es ist wohl anzunehmen, daß der Kern in der Stellung, die er längere Zeit im basalen Teil der Eizelle einnahm, auch die Aufnahme der Substanz durch den Eistiel beherrschte. Sinkt nun das Keimbläschen weiter nach unten, so wird sein Einfluß auch nach dieser Seite hin allmählich schwinden, und wir sehen denn auch in Fig. 9 tatsächlich eine Unterbrechung in der vorher

(Fig. 8) kontinuierlichen Stäbchenmasse eintreten. Der Inhalt des Eistiels zieht sich von der Partie, die dem Kern direkt anlagert, zurück.

Nun löst sich die Eizelle vom „Stiel“ ab und sinkt als fertiges Ei (Fig. 12) in die Follikelhöhle hinein. Die Stelle, mit welcher letzteres am „Eistiel“ haftete, bleibt von der Membranbildung verschont und bildet die Mikropyle. Wie bereits STEPANOFF (l. c.) richtig angiebt, sind die dieselbe begrenzenden Ränder der Eimembran wulstig, was übrigens schon auf früheren Stadien beobachtet werden kann (Fig. 9 und 11).

Das große Keimbläschen (Fig. 12 n) ist von einem hellen Hof umgeben, wie er in allen vorhergehenden Stadien mehr oder weniger zu sehen war und auch nachher noch auftritt. Dagegen schwindet der doppelte Nucleolus; wahrscheinlich löst er sich in größere und kleinere Schollen auf.

Ich habe zum Schluß noch zwei Punkte zu berühren.

1) Den sog. „Nebenkörper“, den FLEMMING (11) im Ei der Teichmuschel erwähnt, konnte ich am *Cyclasei* nicht auffinden, wahrscheinlich deshalb nicht, weil mir nur Eier aus den Sommermonaten zur Verfügung standen. FLEMMING fand ihn nämlich nur Ende Winters bis in den Frühling auf.

Dagegen entdeckte ich:

2) im unbefruchteten Ei von *Cyclas* die beiden Centrosomen (Fig. 11 c). Die Körperchen liegen, von einem hellen Hof umgeben, in zwei Einbuchtungen des Eikerns. Meines Wissens ist dies der erste Fall, wo die Centralkörperchen im vorreifen Molluskenei konstatiert werden.

---

## II. Die Furchung.

Es ist mit großer Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß auch das befruchtete *Cyclas*-Ei eine Differenzierung seines Inhaltes zeigt, so nämlich, daß sich gegen den vegetativen Pol hin grobkörniges, gegen den animalen Pol zu feinkörniges Plasma sammelt, wie dies z. B. HATSCHKE (18) für *Teredo* und *Pedicellina* (19), RABL (43) für die Tellerschnecke, BLOCHMANN (1) für *Neritina* nachgewiesen haben.

Trotz vieler Mühe, die ich anwendete, konnte ich indes weder in der Geschlechtsdrüse noch in den Kiemen ein Ei entdecken, das sich in diesem Stadium befunden hätte, und es entging mir demnach sowohl die Bildung der Richtungskörperchen als der



eigentliche Befruchtungsakt. Dagegen fanden sich in den Kiemen-säckchen die Entwicklungsstadien in so großer Zahl vor, daß wir uns wenigstens ein klares Bild der Furchung verschaffen konnten. Aus dem Umstand nun, daß ich in den Kiemen zwar nie ein befruchtetes Ei, wohl aber das erste Furchungsstadium desselben antraf, dürfte man wohl schließen können, dass die Eier schon befruchtet in die Kiemen gelangen, um sich hier rasch zu furchen.

Wo die Befruchtung eigentlich stattfindet, kann ich ebenso wenig angeben, als dies STEPANOFF (53) gethan hat, aber ich neige sehr zu der Ansicht hin, daß die reifen Geschlechtsprodukte sämtlich ins umgebende Wasser entleert werden, um hier den Befruchtungsakt zu vollziehen und dann durch den Kiemensiphon wieder in die einzelnen Tiere aufgenommen zu werden. Daß dieser Vorgang anderswo wirklich stattfindet, wurde z. B. von HESSLING (23) für die Flußperlmuschel bewiesen.

Es wird dieser Punkt gerade bei *Cyclas* recht schwierig zu entscheiden sein; denn im Freien entzieht sie sich unserer Beobachtung vollständig und im Aquarium scheint sie, wie STEPANOFF schon bemerkt, sehr wenig Eikeime zu produzieren. Wenigstens fand ich in einer Partie Muscheln, die dem Aquarium übergeben wurden, schon nach ca. 14 Tagen meist nur noch höher entwickelte Embryonen vor, während die anderen Tiere, die ich zu gleicher Zeit mit jenen dem Weiher entnahm, aber sofort präparierte, sowohl Eier als niedere Entwicklungsstadien in großer Zahl aufweisen konnten.

Die erste Furche nun, die am befruchteten Ei von *Cyclas* auftritt, geht vom animalen zum vegetativen Pol und teilt dasselbe in zwei ziemlich ungleiche Teile: in eine große, dunkle, mit grobkörnigem Inhalt versehene Furchungskugel, und eine kleinere, helle, mit feinkörnigem Plasma ausgestattete Tochterzelle. — Einen Schnitt durch dieses zweizellige Stadium stellt Fig. 13 vor. Von den Richtungskörperchen ist nur noch eins vorhanden, während die anderen vielleicht schon abgestoßen oder beim Präparieren verloren gegangen sind. Die Membran (*me*) ist im ganzen Umfang deutlich zu sehen, besonders aber da, wo sie durch das Richtungskörperchen vom Ei abgehoben wird.

Fassen wir dieses Stadium noch etwas genauer ins Auge, so fällt uns sofort ein unverhältnismäßig großer, vollständig farbloser Raum in der kleineren der beiden Kugeln auf (Fig. 13 a) und zwar gerade an der Stelle, wo sie mit der

Mutterzelle in Berührung steht. Diese Partie zeigt körnchenlosen, flüssigen Inhalt. Ihr Auftreten im Ei von *Cyclas* kann unmöglich auf Einwirkung von Reagentien beruhen, erstens weil die anderen Teile der Zelle keinerlei schädigende Einflüsse von Seite der angewendeten Substanzen zeigten, und dann sind von RABL (42) am Ei der Malermuschel und von FLEMMING (11) an demjenigen der Teichmuschel ähnliche, wenn auch bedeutend kleinere „helle Höfe“ konstatiert worden.

Das körnchenhaltige Plasma füllt also die kleinere Zelle nicht vollständig aus, sondern bildet bloß einen peripheren Belag, der nach innen zu ganz allmählich in jenen Raum übergeht. Der Kern findet sich hier sowohl wie in allen folgenden Stadien konstant im körnchenhaltigen Teil.

Es liegt nun allerdings die Vermutung nahe, diese farblose Partie für den „ersten Anfang einer Binnenhöhle des Keims“ zu halten; schon RABL aber macht bei *Unio* darauf aufmerksam, daß man solche körnchenärmere Stellen zwischen zwei oder mehreren Furchungskugeln auch anderwärts antreffe, wo doch die eigentliche Furchungshöhle erwiesenermaßen erst bedeutend später angelegt werde.

Es fällt bei *Cyclas* nicht schwer, den unumstößlichen Beweis zu erbringen, daß der genannte helle Raum in der That nichts mit einer Furchungshöhle zu thun hat. Dieselbe körnerlose Partie nämlich, die wir auf dem zweizelligen Stadium antreffen, ist zwar auch auf dem dreizelligen Stadium noch vorhanden, aber schon bei der Bildung der vierten Furchungskugel wird sie bedeutend reduziert und verschwindet schließlich ganz. Dagegen entstehen im weiteren Verlauf der Entwicklung zwischen der großen Mutterzelle und ihren jeweiligen letzten Abstammungsprodukten neue solche Partien. Die eigentliche Furchungshöhle tritt bei *Cyclas*, wie wir sehen werden, erst in bedeutend höheren Furchungsstadien auf.

ZIEGLER (55) zeichnet zwar in seiner Studie über *Cyclas* das zweizellige Stadium ohne diesen hellen Raum ab. Es kann aber dieser Umstand gegenüber meiner Behauptung nicht schwer ins Gewicht fallen, da ZIEGLER selbst ausdrücklich bemerkt, die ersten Stadien der Furchung nicht gesehen zu haben.

Die kleinere helle Furchungskugel entspricht auch hier, wie dies HATSCHKE für *Teredo* nachgewiesen, dem vorderen, die große dunkle dem hinteren Körperpol, so daß wir schon auf dieser Stufe

nicht nur eine animale und vegetative Seite, sondern auch bereits ein Vorn und Hinten zu unterscheiden imstande sind. Die bilaterale Symmetrie ist schon auf dem ersten der Teilungsstadien zum Ausdruck gebracht.

„Es scheint mir“, sagt HATSCHKEK (l. c. p. 3), „überhaupt wahrscheinlich, daß bei allen Bilaterien schon in der Eizelle eine bilateral symmetrische Anordnung der Teilchen vorhanden sei. So wie bei allen Metazoen eine polare Differenzierung der Eizelle vorhanden ist, wird wohl bei den Bilaterien eine bilateral symmetrische Differenzierung der Eizelle existieren. Der Nachweis durch Beobachtung wird wohl in den meisten Fällen schwer zu erbringen sein. Doch ist das Auftreten der bilateralen Grundform in den frühesten Furchungsstadien schon eine beachtenswerte Erscheinung.

Der Kern des Makromers (*ma*) ist von einer hellen Zone umgeben. Die Chromatinsubstanz findet sich ziemlich gleichmäßig verteilt und weder hier noch in späteren Stadien besonders peripher angeordnet, wie ZIEGLER behauptet. Im ruhenden Kern findet man nicht selten mehrere Kernkörperchen.

Das Mikromer (*mi*) enthält einen kleinen Kern mit weniger Chromatinsubstanz.

Das Makromer wurde hier und in den folgenden Darstellungen willkürlich immer nach unten gekehrt. Die Bezeichnungen „oben“ und „unten“ für die Lage der Furchungskugeln werde ich indes ganz zu vermeiden suchen.

Nun teilt sich zunächst die kleinere der beiden Furchungskugeln, der Mutterzelle voraneilend, in zwei vollständig gleiche Teile und zwar durch eine Furche, die ebenfalls vom animalen zum vegetativen Pol zieht, aber senkrecht auf der ersten Teilungsebene steht. Es bildet sich auf diese Weise das dreizellige Stadium, dessen körperliches Bild in Fig. 15 dargestellt ist: *mi*<sub>1</sub> und *mi*<sub>2</sub> sind die beiden aus dem einzigen Mikromer des zweizelligen Stadiums entstandenen Teilprodukte.

Kernteilungsfiguren kann ich für diesen Moment der Entwicklung keine erbringen, dafür treffen wir aber in den Fig. 14 und 15 zwei verschieden alte Zustände des Dreizellen-Stadiums an, die bei genauerer Betrachtung jedenfalls keinen Zweifel an der Herkunft der zwei Mikromeren aufkommen lassen.

Betrachten wir zunächst Fig. 14. Es ist hier eine Serie durch ein dreizelliges Stadium genau nach den Präparaten gezeichnet dargestellt. Der erste Schnitt traf einen kleinen Teil

des Makromers und das eine der Mikromeren, dessen Kern wieder ganz im körnchenhaltigen Plasma der peripheren Schicht liegt. Auf dem zweiten Schnitt *b* zeigt der Kern der kleineren Zelle bereits die Tendenz zu verschwinden, aber noch ist nichts von dem körnerlosen Raum zu sehen. Erst in *c*, wo der Kern nicht mehr erscheint, taucht die uhrglasförmige helle Partie auf und erreicht in Schnitt *d* ihr Maximum. Die periphere Körnchenpartie ist jetzt bis auf einen ganz schwachen Saum zurückgedrängt. Nun treten wir ungehindert in das andere Mikromer hinüber, wo die Körnchenschicht allmählich wieder mächtiger wird und den Kern dieser Teilkugel, der erst auf dem letzten der Schnitte verschwindet, einschließt. Je mehr wir uns der Peripherie des Mikromers nähern, um so mehr dominiert wieder das körnerhaltige Plasma, bis es schließlich ganz zusammenhängend erscheint. Die zwischen den beiden Kernen der Zellen *mi*<sub>1</sub> und *mi*<sub>2</sub> liegende Höhle *h* hat demnach die Form einer Halbkugel, deren Basis auf dem Makromer ruht und allseitig von einer größeren oder geringeren Masse körnchenhaltigen Plasmas umgeben wird. Auch hier geht dieser Wandbelag ganz allmählich in den hellen Raum über. Zur Bildung einer die beiden Mikromere trennenden Membran ist es überhaupt noch nicht gekommen.

Vergleichen wir dieses Stadium mit Fig. 13 a, so ergibt sich folgendes:

Der Kern der zuerst abgeschnürten Zelle *mi* hat sich bereits in zwei Tochterkerne geteilt, welche an zwei einander diametral gegenüberliegende Pole des Mikromers gewandert sind und die Körnchenschicht in ihrer Nähe aufspeichern, so dass der helle Hof zwischen sie hinein zu liegen kommt.

Der Kern der großen Furchungskugel ist mit ABBÉ's Zeichnungsapparat genau nachgezeichnet und fällt sowohl durch seine Größe, als den ihn vom Plasma der übrigen Zelle trennenden Hof auf.

Das Richtungskörperchen, auch hier nur in Einzahl vorhanden, liegt, wie zu erwarten war, in der die beiden Teilmikromere trennenden Furche.

Einen etwas älteren Zustand des dreizelligen Stadiums repräsentieren die Serienschnitte Fig. 15 a und 15 b.

Fig. 15 a ist ein Schnitt parallel der Tafelebene durch Fig. 15 und weist vorteilhaft die Kerne aller drei Furchungskugeln auf. Hier aber geht die Körnchenpartie, die sich je um einen Kern

der Teilzelle gesammelt, nicht mehr allmählich in den gemeinsamen hellen Raum über: Es haben im Gegenteil die beiden Zellen  $mi_1$  und  $mi_2$  gegen die Seite dieser Höhle hin je eine Membran gebildet, zeigen also nur noch feinkörnigen Inhalt, während der mit körnerlosem Plasma erfüllte Raum  $\lambda$  nunmehr vollständig abgeschlossen zwischen den drei Furchungskugeln liegt.

Fig. 15 b stellt einen Schnitt senkrecht zur Blattfläche durch Fig. 15 vor und würde etwa dem Schnitte *c* der Fig. 14 entsprechen.

Der Inhalt der hellen Partie übt, wie wir sehen, auf die denselben begrenzenden Membranen einen Druck aus; denn alle drei wölben sich gegen die Seite des Zellinhaltes vor.

Der Kern der großen Furchungskugel liegt nicht im Centrum derselben, sondern zeigt eine konstante Lage in der unmittelbaren Nähe der Zellen  $mi_1$  und  $mi_2$ , ein Verhalten, das auch FLEMMING an dem sich furchenden Ei der Teichmuschel beobachtet hat.

Auch hier ist das Richtungskörperchen (*r*) noch zu sehen, während es in meinen Präparaten auf keinem der folgenden Stadien mehr aufgefunden werden konnte.

Die folgende Stufe wird nun dargestellt, wie wir aus Fig. 17 ersehen, durch vier Zellen. Es ist eine neue Zelle  $mi_3$  abgeschnürt worden, die in die Furche der nun vollständig getrennten Mikromere  $mi_1$  und  $mi_2$  zu liegen kommt. Sie entspricht in allen Eigenschaften vollständig dem oben besprochenen Mikromeren des zweizelligen Stadiums und übertrifft demgemäß jede der Zellen  $mi_1$  und  $mi_2$  an Größe bedeutend.

Es handelt sich in erster Linie um die wichtige Frage nach der Herkunft dieser neuen, unpaaren Furchungskugel. Entweder ist sie ein Abschnürungsprodukt des Makromers *ma*, oder, was allerdings von vornherein viel unwahrscheinlicher ist, sie verdankt ihre Entstehung einer der kleineren Zellen  $mi_1$  oder  $mi_2$ . Das letztere nahm in der That FLEMMING für das vierzellige Stadium der Teichmuschel an. Er sagt hierüber: „Aus der helleren, unteren, halbkugeligen Zelle (des zweizelligen Stadiums) waren nach höchster Wahrscheinlichkeit die drei neuen kleinen entstanden; denn diese verhielten sich in Bezug auf Menge und geringe Größe ihrer Körnchen ganz wie jene, während die große obere Zelle nach wie früher grobkörnig und sehr dunkel und von derselben Größe war wie im zweizelligen Stadium. Vollends sprach dafür, daß einzelne Eier gefunden wurden, bei denen die drei kleinen Zellen eine zusammen-

hängende Masse mit drei Kernen bildeten, die wie eine Kappe über der großen Zelle lag. Die drei Zellen hatten eine bestimmte Gestalt, die eine war die größte, eine war flacher und eine am flachsten.“

Inwiefern diese Darstellung FLEMMING's dem thatsächlichen Verlauf der Furchung bei *Anodonta* entspricht, kann ich natürlich nicht entscheiden und wage einen leisen Zweifel an ihrer Richtigkeit auch bloß deshalb auszusprechen, weil FLEMMING selbst im Verlauf seiner Untersuchung wiederholt auf die Undurchsichtigkeit seiner Objekte aufmerksam macht. — Ich kann mich nämlich, und gerade gestützt auf die Untersuchung FLEMMING's, des Eindrucks nicht erwehren, die Furchung bei der Teichmuschel möchte, in den ersten Stadien wenigstens, ganz wie diejenige von *Cyclas* verlaufen, und die Argumente, die FLEMMING zur Unterstützung seiner oben ausgesprochenen Ansicht über das vierzellige Stadium von *Anodonta* beibringt, erscheinen mir ebensowenig beweiskräftig, als sie mir für *Cyclas* genügen könnten.

Wenn doch die Thatsache feststeht, daß die große, dunkle Zelle mindestens einmal eine helle, kleinere abzuschnüren vermag, und das hat ja FLEMMING selbst konstatiert, so ist nicht recht einzusehen, weshalb nun alle anderen hellen Furchungskugeln ausnahmslos diesen ersten Mikromeren entstammen sollten. Auch bei *Cyclas* läßt allerdings die eine der drei hellen Zellen der Kappe, wie wir gesehen haben, ihren Ursprung auf das Mikromer des zweizelligen Stadiums zurückführen; das schließt aber die Möglichkeit gar nicht aus, daß nun das Makromer abermals einen Beitrag zur Vermehrung der Furchungskugeln in Form einer hellen Zelle leisten kann. Die Ähnlichkeit der neuen Zelle mit den vorgebildeten Mikromeren läßt allerdings auch die Eventualität der Entstehung aus diesen letzteren zu, doch ist zum mindesten nicht sofort entschieden, welchen von diesen beiden Möglichkeiten ohne weiteres der Vorzug zuerkannt werden sollte.

Die große (untere) Zelle kann nach wie vor grobkörnig und dunkel sein und braucht auch, wie wir nachher zu zeigen versuchen, wegen Abschnürung eines einzigen, relativ wenig Masse enthaltenden Tochterindividuums ihre Größe nicht merklich zu reduzieren, was durch die Entwicklung von *Teredo* auch thatsächlich erwiesen ist.

Die Angabe FLEMMING's ferner, daß die drei Mikromeren auf dem Vierzellen-Stadium „eine zusammenhängende Masse bilden, die wie eine Kappe auf dem Makromeren ruht“, erweist sich auch

für *Cyclas* als vollkommen zutreffend, obschon die genannten Zellen hier nicht denselben Ursprung haben, wie ihn FLEMMING für *Anodonta* annimmt, ebenso die andere Bemerkung, daß eine der drei hellen Zellen die anderen zwei an Größe übertreffe. Es hätte nun jedenfalls bei dem in Frage stehenden Stadium zuerst entschieden werden müssen, welche der drei Zellen zuletzt entstanden sei, ob die kleinste, die mittlere oder die größte, um hieraus weitere Konsequenzen ziehen zu können.

Dem bei *Cyclas* beschriebenen vierzelligen Stadium entsprechen nun ferner beinahe vollständig die vierzelligen Entwicklungsstufen von *Teredo* (nach HATSCHKE) und von *Unio* (nach RABL). In beiden Fällen wird aber übereinstimmend die vierte Furchungskugel aus der großen dunkeln Zelle abgeleitet, während sich das zuerst entstandene Mikromer unterdessen bloß in zwei untereinander gleiche Teile teilt. Ein für die uns hier interessierende Frage übrigens ganz unwesentlicher Unterschied zwischen *Teredo* und *Unio* besteht nur darin, daß dort die unpaare (vierte) Furchungskugel erst nach der Teilung des ersten Mikromers entsteht, während sie sich hier vorher bildet.

Da RABL der Abschnürung des zweiten Mikromers aus der großen Zelle unmittelbar die Teilung des ersten Mikromers folgen läßt und hierfür eine Kernteilungsfigur erbringen kann, so ist diese Stufe der Entwicklung für *Unio* wohl als erledigt zu betrachten. Nicht aber ist dies der Fall bei *Teredo*. Ich zweifle zwar nicht im geringsten an der Richtigkeit der Resultate, die HATSCHKE in seiner schönen Untersuchung zu Tage gefördert hat, aber den Verlauf der Furchung gerade im vorliegenden Stadium ohne weitere Belege anzunehmen, wie ihn HATSCHKE uns meldet, kann sich niemand verpflichtet fühlen.

Ich glaube damit genügend angedeutet zu haben, daß das vierzellige Stadium ein wichtiges Glied in der Entwicklungskette von *Cyclas* repräsentiert, ja uns das Verständnis für die nun folgenden Erscheinungen förmlich erschließt. Es lag mir deshalb außerordentlich daran, die Bildung des vierzelligen Stadiums aus dem dreizelligen durch unzweideutige Beweise sicherzustellen. Diese werden erbracht durch Fig. 16, 16 a und 16 b.

In Fig. 16 sehen wir, wie in Fig. 15, noch deutlich die dreizellige Stufe vor uns, aber schon bereitet sich das Makromer *ma* zur Abschnürung einer neuen Tochterzelle vor. Während nun die Kernspindel in der von uns einmal angenommenen Stellung der Furchungskugeln bei der Bildung des zweizelligen Stadiums senk-

recht stand, hat sie sich hier bereits in einer dem Laufe des Uhrzeigers entgegengesetzten Richtung gedreht und liegt, deutlich excentrisch, derjenigen Stelle genähert, wo die neue Zelle abgeschnürt werden soll. Da die Mikromeren  $mi_1$  und  $mi_2$  vorläufig keinerlei Tendenz zeigen, sich einer Teilung zu unterziehen, so entsteht dadurch zweifellos eine Stufe, die sich aus vier Zellen zusammensetzt, und ebenso sicher kommt die neue Kugel in die Furche zwischen den beiden älteren Teilmikromeren  $mi_1$  und  $mi_2$  zu liegen: Die Zelle  $mi_3$  der Fig. 17, über deren Ursprung wir uns zu orientieren suchten, ist somit direkt durch Abschnürung aus dem Makromer entstanden.

Die Fig. 16a und 16b stellen zwei aufeinanderfolgende Serienschnitte durch das in Bildung begriffene Vierzellen-Stadium vor, wobei 16a dem senkrecht zur Tafelebene geführten Schnitt  $a_1-b_1$  der Fig. 16, 16b dem unmittelbar folgenden  $a-b$  entspricht.

Die Kernspindel war auf drei Schnitte verteilt. Die beiden Centrosomen<sup>1)</sup>, mit wünschbarer Deutlichkeit zu sehen, fanden sich im ersten und dritten dieser Schnitte. Das eine der Centralkörperchen ( $c_1$  der Fig. 16) ist in Fig 16b dargestellt, während das andere ( $c_2$ ) auf dem Schnitte zu sehen wäre, der 16a direkt vorangeht, den ich zu zeichnen aber nicht für notwendig fand.

Es fallen uns aber in diesem Übergangstadium noch weitere Punkte auf:

1) Während die zwei kleinen Furchungskugeln  $mi_1$  und  $mi_2$  des dreizelligen Stadiums von ihrer Mutterzelle  $ma$  weit abstanden, ist dies hier (Fig. 16a) nicht mehr in dem Maße der Fall. Sie haben sich bedeutend abgeflacht und liegen dem Makromer dichter und mit breiterer Basis an. Dementsprechend hat sich auch der helle Zwischenraum bedeutend verkleinert, was zur Folge hatte, daß auch die beiden Mikromeren in innigeren Kontakt untereinander geraten.

Wohin der Inhalt jener körnerlosen Partie geraten, ist nicht mit absoluter Sicherheit anzugeben. Ich halte aber dafür, daß er wohl zum größten Teil von dem grobkörnigen Plasma der großen Zelle aufgenommen, möglicherweise zu einem kleineren Teil auch von den beiden Mikromeren absorbiert worden sein mag.

Für die erste Annahme scheint mir die Thatsache zu sprechen,

---

1) Sie sind in meinen Präparaten immer lebhaft tingiert. Es wäre also Hämalaun denjenigen Farbstoffen einzureihen, die schon O. HERRWIG (22) zur Färbung der Centrosomen als geeignet betrachtet.



die FLEMMING schon bei *Anodonta* konstatierte, daß die große Furchungskugel während der ersten Teilungen nicht merklich an Größe abnimmt.

Dieses Faktum ist leicht zu begreifen, wenn wir nunmehr bedenken, wie verhältnismäßig gering einesteils die Masse ist, welche die große Kugel ihren Tochterindividuen abgetreten, und daß andernteils das Plasma des hellen Raumes von jener wieder größtenteils aufgenommen und der übrigen Masse einverleibt wird.

Jedenfalls ist die Flüssigkeit viel eher in den Inhalt der begrenzenden Zellen übergegangen, als durch die auf diesem Stadium immer noch vorhandene Eimembran nach außen getreten. — Daß übrigens ein Stoffaustritt aus dem hellen Zwischenraum wirklich erfolgt ist, erhellt daraus, daß, obschon das Lumen  $h$  abgenommen, die Zellmembranen sich nicht mehr gegen den Inhalt der Furchungszellen, sondern mehr oder weniger gegen die Höhle einzuwölben beginnen (Fig. 16 a).

2) Der helle Raum wird auch hier noch um so mächtiger, je mehr er sich der Stelle nähert, wo das neue Mikromer zur Abschnürung gelangt. Fig. 16 b repräsentiert einen Schnitt in dieser Region. Wir ersehen hieraus, daß sich die kleinen Zellen  $mi_1$  und  $mi_2$  von derjenigen Seite an das Makromer zu legen und aneinander zu schmiegen beginnen, wo vorläufig keine neue Furchungskugel entsteht.

Nur nachdem wir diese Thatsachen vorausgeschickt, können wir nun auch den Schnitt verstehen, der in Fig. 17 b dargestellt ist. Es ist der Längsschnitt durch das allerdings schon fertige vierzellige Stadium, wobei die große dunkle Zelle  $ma$ , eines der kleineren Mikromere und die unpaare, zuletzt abgeschnürte Furchungskugel getroffen sind. Fig. 16 a würde dann in diesem vorgeschrittenen Stadium dem Schnitt  $a_1 - b_1$ , 16 b dem Schnitt  $a - b$  entsprechen.

Die Erscheinung, daß die abgeschnürten Zellen zuerst weit abstehen, so „daß sich Mutter- und Tochterzellen bloß in einem Punkt zu berühren scheinen“, um erst nachträglich in innigere gegenseitigere Berührung zu treten, ist bereits in einer Anzahl von Fällen bekannt und wurde z. B. von BLOCHMANN bei *Neritina*, von RABL an der Tellerschnecke und der Malermuschel mit Nachdruck hervorgehoben.

Auch die jedenfalls so genau wie möglich entworfenen Zeichnungen FLEMMING's von der Entwicklung der Teichmuschel lassen

dasselbe Prinzip erkennen, obschon ihm der Autor keinen ganz klaren Ausdruck verleiht.

Das allmähliche Anlegen der kleineren Zellen an die größere mag auch die Ursache gewesen sein, weshalb einige Forscher auf die Idee kamen, die abgeschnürten Furchungskugeln gehen nachher in der Mutterzelle vollständig wieder auf. Diesem Gedanken giebt z. B. BOBRETZKY (3) in seiner Abhandlung über *Nassa mutabilis* Raum, ebenso LOVÉN (41) in seinen Studien über *Modiolaria* und *Cardium*. — Blicken wir einerseits mit Bewunderung auf die Beharrlichkeit, mit der gerade LOVÉN bei ganz unzulänglichen technischen Mitteln ein schwieriges Thema bewältigt, so müssen wir andererseits um so mehr bedauern, daß durch diese merkwürdige Verschmelzungstheorie das Verständnis der uns geschilderten Vorgänge bedeutend erschwert wird.

Es erscheint mir nicht unwahrscheinlich, daß vielleicht in allen den Fällen, wo ein nachträgliches Abflachen der kleineren Zellen konstatiert wurde, auf günstigen Präparaten auch der helle Raum zwischen den Furchungskugeln hätte nachgewiesen werden können, der durch sein Verschwinden das Anschmiegen der Mikromeren möglicherweise bedingt. Jedenfalls ist die Thatsache angesichts der Existenz einer solchen körnerlosen Partie bei *Cyclas* viel leichter verständlich zu machen. — HATSCHKE z. B. berichtet in seiner Untersuchung über *Teredo* weder von einem hellen Raum, noch von nachträglichem Abflachen der Zellen, obschon in anderen Beziehungen die Furchung mit derjenigen von *Cyclas* ganz übereinstimmt. Es ist indes zu bemerken, daß er diesen Vorgang an Totpräparaten studierte, ein Umstand, durch den auch FLEMMING an der Verfolgung feinsten Details verhindert werden mußte.

Betrachten wir nun das fertige vierzellige Stadium. Es besteht aus einem dunkeln, mit grobkörnigem Inhalt erfüllten Makromer und drei Mikromeren (Fig. 17), von denen die beiden Zellen  $mi_1$  und  $mi_2$  der Mutterkugel ziemlich enge anliegen, während die zuletzt abgeschnürte Zelle  $mi_3$  noch weit absteht und bedeutend über die zwei zuerst entstandenen Sprößlinge emporragt.

Ist es erlaubt, diese für *Cyclas* konstatierten Verhältnisse auf die Entwicklung der Teichmuschel anzuwenden, so müßte das größte der Mikromeren, entgegen der Bezeichnung FLEMMING's, das zuletzt abgeschnürte sein, was dann die weitere Konsequenz, daß es nämlich notwendigerweise durch Teilung aus einer kleineren Zelle hervorgegangen, bedeutend weniger plausibel erscheinen ließe.

Die zweite vom Makromer abgeschnürte Furchungskugel  $mi_2$ , zeigt nun genau dieselben eigentümlichen Erscheinungen, wie ihr Vorläufer  $mi$  des zweizelligen Stadiums: Feinkörnigen Inhalt mit einer vollständig hellen Partie  $h$  (Fig. 17 a, b). Auch hier ist ferner das feinkörnige Plasma auf eine periphere Schicht beschränkt, die ganz allmählich in die körnerlose Partie übergeht. Der Kern liegt in der Körnenschicht, ist aber bedeutend größer, als diejenigen der Zellen  $mi_1$  und  $mi_2$  (Fig. 17 a).

Führen wir durch die drei Mikromeren  $mi_1$ ,  $mi_2$  und  $mi_3$  der Fig. 17 einen Horizontalschnitt, so ergibt sich das Bild 17 a. Die neu entstandene Zelle  $mi_3$  liegt genau in der Furche der beiden älteren, und der Kontakt der drei Zellen ist in der That ein so inniger, daß man sie in genetischen Zusammenhang untereinander zu bringen versucht wäre.

Fig. 17 b ist der schon oben genannte, einer anderen Serie entnommene Längsschnitt durch das vierzellige Stadium und zeigt den Kern der großen Furchungszelle, der noch immer an der typischen Stelle verharret und ein dichtes Fadengerüst mit Nucleolen aufweist. Die Flüssigkeit des hellen Raumes  $h$  übt auch hier wie in Fig. 17 a wieder einen bedeutenden Ueberdruck auf die angrenzenden Membranen aus; denn diese wölben sich meistens gegen den Zellinhalt vor.

Nachdem wir das drei- und vierzellige Stadium erschlossen, ist die Furchung des Cyclas-Eies leicht zu verfolgen; denn die folgenden Stufen wiederholen die hauptsächlichsten Erscheinungen jener Stadien mit beinahe mathematischer Regelmäßigkeit.

Zuerst teilt sich nun die unpaare, zuletzt abgeschnürte Zelle  $mi_3$  in zwei gleiche Teile genau so, wie dies beim zuerst gebildeten Mikromer ( $mi$  des zweizelligen Stadiums) der Fall war. Es entsteht auf diese Weise das fünfzellige Stadium (Fig. 18), das aus der immer noch sehr großen, dunkeln Mutterkugel  $ma$  und einer Kappe, aus vier untereinander fast äquivalenten Tochterzellen besteht. Die Teilungsprodukte von  $mi_3$  sind die Zellen  $mi_3$  und  $mi_4$  (Fig. 18 und 18 b).

Fig. 18 a repräsentiert einen etwas schiefen Schnitt durch diese Stufe, wobei die älteren Mikromeren  $mi_1$  und  $mi_2$  und die eine der neu entstandenen Zellen getroffen worden sind. Auch dieses Bild ist uns interessant und schließt in einer Beziehung die Betrachtungen, die wir beim vorhergehenden Stadium angestellt, ab. Der helle, körnerlose Raum nämlich zwischen den Mikromeren  $mi_1$ ,  $mi_2$  und ihrer Mutterzelle ist vollständig verschwun-

den. Die Zellen  $mi_1$  und  $mi_2$ , noch immer feinkörnig, liegen den Makromeren nunmehr ganz dicht an und haben dadurch den Charakter von Ektodermzellen angenommen. — Die beiden soeben entstandenen Zellen  $mi_3$  und  $mi_4$  dagegen stehen noch bedeutend vor und zeigen einen hellen Hof, der dem Mikromer  $mi_1$  entstammt. Gleich den Erscheinungen beim dreizelligen Stadium ist er zunächst den beiden Zellen gemeinsam (Fig. 18b) und wird erst später durch auftretende Membranen allseitig abgegrenzt. Die Eimembran ( $me$ ) ist deutlich zu sehen; auch der Kern der großen Furchungszelle hat seine Lage noch nicht verändert.

Einen Schnitt, der die Zellen  $mi_3$  und  $mi_4$  getroffen und den gemeinsamen Hohlraum deutlich zeigt, stellt Fig. 18b vor. Die Zeichnung erinnert vollständig an Fig. 16b des dreizelligen Stadiums.

Fig. 19 stellt das sechszellige Stadium von *Cyclas* vor. Es hat sich aus der soeben beschriebenen Stufe dadurch entwickelt, daß die große Kugel  $ma$  ein neues Mikromer ( $mi_5$ ) abschnürte. An dem Längsschnitt (Fig. 19a) fällt uns zweierlei auf:

1) Auch die Mikromeren der zweiten Generation haben sich bereits abgeflacht und sind, indem der helle Raum zwischen ihnen völlig zum Schwinden gebracht wurde, auf das Makromer herabgerückt. Sie bilden dadurch das zweite Paar typischer Ektodermzellen. Es bleibt indes nicht ausgeschlossen, daß im Schwund der hellen Partie gelegentlich zeitliche Abweichungen eintreten, und es finden sich unter meinen Präparaten wirklich Serien durch das sechszellige Stadium vor, wo der Hohlraum zwischen den Zellen  $mi_3$  und  $mi_4$  noch deutlich zu sehen ist.

2) Der Kern der großen Furchungskugel hat seine Stellung verlassen und ist auf die seiner ursprünglichen Lage entgegengesetzte Seite der Zelle gewandert (Fig. 19a). Er rückt dadurch natürlich der Zone, wo neue Mikromerenbildung stattfindet, näher und behält diesen neuen Standpunkt wieder durch mehrere Stadien hindurch bei. Einen solchen Ortswechsel des Makromerenkerns konstatiert auch FLEMMING an den Furchungsstadien der Teichmuschel.

Diese Entwicklungsstufe hat zuerst ZIEGLER beobachtet und zwar als unterstes Stadium, das er bei *Cyclas* entdecken konnte. ZIEGLER's Abbildung stimmt aber mit der meinigen nur in der Zahl und Anordnung der Furchungszellen überein, während sonst

die beiden Darstellungen, und gerade in wesentlichen Punkten, voneinander abweichen:

1) ZIEGLER berichtet nichts davon, daß die zuletzt entstandene Zelle ( $mi_6$ ) größer sei als die älteren Mikromeren. Auch in seiner Zeichnung ist dies kaum merkbar angedeutet. Und doch ist diese Erscheinung aus Analogie mit dem vierzelligen Stadium zu erwarten. Erst dadurch, daß die Zelle  $mi_6$  sich teilt, wie das ihre Vorläufer alle gethan, entstehen die den Zellen  $mi_1$ ,  $mi_2$ ,  $mi_3$  und  $mi_4$  in der Größe entsprechenden Mikromeren, die doch einzeln nur die Hälfte ihrer Mutterzelle ausmachen. Ich möchte aber gerade hier noch einmal des ausdrücklichsten bemerken, daß keine meiner Figuren ihre Entstehung einer Spekulation verdankt; die genau nach meinen Präparaten gezeichneten Serienschnitte stehen jedermann zur Verfügung.

2) ZIEGLER deutet ferner den typischen, bis anhin in allen Schnitten aufgetretenen hellen Raum zwischen den Zellen  $mi_6$  und  $ma$  nicht an. Ich glaube nicht, daß mein Vorgänger diese auffallende Erscheinung übersehen hätte, falls sie in seinen Präparaten vorhanden gewesen wäre, um so weniger, als die körnerlose Partie gerade hier wieder in dominierender Weise auftritt, wie dies bei den unpaaren Teilprodukten immer der Fall war. Es ist aber möglich, daß ZIEGLER eine etwas undeutliche Schnittserie vorlag, aus der er das sechszellige Stadium konstruierte, oder er hat die Bildung des Hohlraumes einer Einwirkung von Reagentien zugeschrieben und deshalb unberücksichtigt gelassen.

3) In Bezug auf die Membran bemerkt ZIEGLER: „Das reife Ei von *Cyclas* besitzt eine Eihaut mit Mikropyle, ähnlich der der *Najaden*. Dieselbe verschwindet aber bald, so daß sie schon beim sechszelligen Stadium nicht mehr zu sehen ist.“ Daß die Eihaut über kurz oder lang gänzlich verschwindet, kann ich bestätigen; meine Schnitte durch diese Entwicklungsstufe zeigen aber ausnahmslos und sehr deutlich eine Membran. Ich lege diesem Gegensatz indes keine große Bedeutung bei, da er nur eine ganz kurze zeitliche Differenz bedeutet.

4) Auch die Lage des Makromerenkerns endlich stimmt in den beiderseitigen Darstellungen nicht überein.

Das siebenzellige Stadium (Fig. 20 und 20a), das dadurch entsteht, daß sich die Zelle  $mi_6$  (Fig. 19), wie zu erwarten war, in zwei gleiche Teile ( $mi_6$  und  $mi_6$ ) teilte, zeigt nichts wesentlich Neues; ebensowenig die folgende Stufe, die acht Furchungskugeln aufweist und in Fig. 21 dargestellt ist. Das Makromer

hat hier zum viertenmal eine große helle, mit einer körnerlosen Binnenhöhle versehene Tochterzelle abgeschnürt.

Fig. 22 giebt uns eine Vorstellung vom neunzelligen Stadium. Die Erscheinungen, die uns hier besonders auffallen, lassen sich in folgenden sechs Punkten formulieren:

1) Vergleichen wir das Makromer *ma* dieser Stufe mit der großen Furchungskugel z. B. des zweizelligen Stadiums, so finden wir, daß diese Zelle im Laufe der Entwicklung entschieden an Masse abgenommen haben muß, eine Tatsache, die bei *Cyclas* leider nicht in ihrem allmählichen Verlauf zu verfolgen ist, da wir in den aufeinanderfolgenden Stadien je- weilen ganz andere Furchungskugeln vor uns haben. — Es bestätigt uns diese Wahrnehmung gewiß die schon oben ausgesprochene Behauptung, daß das Makromer bei jeder Bildung einer unpaaren Zelle (*mi*, *mi*<sub>3</sub>, *mi*<sub>5</sub>, etc.) einen gewissen Teil seines Inhaltes einbüßt. Die Masse, die jeweilen einer Tochterkugel übergeben wird, ist indes im Verhältnis zum Inhalt der Mutterzelle so gering, daß eine Abnahme dieser letzteren uns erst nach wiederholten Abschnürungen auffällt.

2) Die große dunkle Zelle, die früher immer mehr oder weniger kugelig war, ist in die Tonnenform übergegangen, wahrscheinlich um die gänzliche Umfassung durch die Mikromeren möglichst zu verhindern. Wo nämlich nur eine geringe Zahl von Mikromeren gebildet werden soll, wie dies z. B. bei *Teredo* der Fall ist, da behält das Makromer, wie sich aus den Abbildungen HATSCHKE's ergibt, seine Kugelgestalt bei, und es ist deshalb auch natürlich, daß die Derivate viel rascher auf die Hinterseite ihrer Mutterzelle übergreifen.

3) Auf diesem Stadium (Fig. 22 a, 22 b) finden sich bereits drei Paar Ektodermzellen vor, die um so flacher werden, d. h. der Zelle *ma* um so inniger anliegen, je älter sie sind (Fig. 22).

4) Auch auf dieser vorgeschrittenen Stufe bemerken wir sogleich den hellen Raum zwischen den Zellen *mi*<sub>7</sub> und *mi*<sub>8</sub> (Fig. 22 c), die unmittelbar vorher durch Teilung des unpaaren Mikromers (*mi*<sub>7</sub>) des achtzelligen Stadiums entstanden sind.

5) Das Makromer findet sich in Teilung begriffen. Die Kernspindel hat ihre Drehung seit dem dreizelligen Stadium im entgegengesetzten Sinn des Uhrzeigers weiter ausgeführt und liegt auch hier excentrisch. Die beiden Centrosomen waren in den

zwei aufeinanderfolgenden Serienschnitten Fig. 22 a und 22 b mit Leichtigkeit zu beobachten.

6) Die Membran ist hier noch zweifellos vorhanden, kann aber von jetzt an an meinen Präparaten auch nicht mehr konstatiert werden.

Nun beginnt ein neuer Abschnitt in der Entwicklung des *Cyclas*-Eies. Es fangen nämlich auch die zuerst gebildeten Mikromeren an, sich zu teilen. Der Zeitpunkt, in dem dies geschieht, scheint indes nicht genau bestimmt zu sein; er kann schon auf dem achtzelligen Stadium eintreten, während oft, wie wir soeben gesehen, die neunzellige Stufe in ursprünglicher Weise vorgebildet wird. Findet eine Teilung der Mikromeren  $mi_1$ ,  $mi_2$  u. s. f. bereits auf dem achtzelligen Stadium statt, so entstehen Zustände mit 10 resp. 12 Zellen; geschieht dies aber erst auf dem neunzelligen Stadium, so bildet sich ein Stadium mit 11 resp. 13<sup>1)</sup> Furchungskugeln.

Das zwölfzellige Stadium (Fig. 23) ist also dadurch entstanden, daß die vier ältesten Mikromeren des achtzelligen Stadiums (Fig. 21  $mi_1$ ,  $mi_2$ ,  $mi_3$ ,  $mi_4$ ) sich in je zwei gleiche Teile geteilt haben. Es bilden sich auf diese Weise Vierergruppen von kleinen, feinkörnigen Zellen, die, auf beiden Seiten der großen Mutterkugel nach unten rückend, die Ektodermschicht immer mehr über dieselbe ausbreiten.

Ob sich bei der Teilung der Mikromeren dieselbe Erscheinung wiederholt, wie bei derjenigen des Makromers, kann ich nicht mit absoluter Sicherheit entscheiden, glaube dies aber nicht annehmen zu dürfen, da mir ein heller Raum zwischen diesen sekundären Teilprodukten nie auffiel. Dagegen ist die körnerlose Partie wieder typisch ausgebildet zwischen der letzten Furchungskugel ( $lf$ ) und ihrer Mutterzelle ( $ma$ ), wie Fig. 23 b zeigt. Es läßt sich aber unschwer aus der Zeichnung entnehmen, daß auch dieser Raum im Verhältnis zu früheren Stadien bedeutende Einbuße erlitten hat, und er muß schließlich unsichtbar klein werden, falls die Reduktion in der angedeuteten Weise fortschreitet. In der That war ich nicht mehr imstande, vom zwölfzelligen Stadium an aufwärts jemals eine körnerlose Partie zwischen zwei oder mehreren Zellen nachzuweisen, obschon sicher anzu-

1) Hat sich, wie in Fig. 22, vorher auch noch eine unpaare Furchungszelle gebildet, so entsteht sogar eine vierzehnzellige Stufe.

nehmen ist, daß sie in den nächsten Stufen wenigstens noch angelegt wird.

Diese allmähliche Reduktion des körnerfreien Raumes geht jedenfalls Hand in Hand mit der fortschreitenden Größenabnahme der vom Makromer sich abschnürenden Tochterzellen. In dem Maße nämlich, wie die dunkle Furchungszelle an Größe abnimmt, werden auch die aus ihr hervorgehenden Mikromeren kleiner. Da aber die Teilprodukte der letzteren sich von den übrigen ektodermalen Zellen absolut nicht unterscheiden, so kann jene Erscheinung nicht darauf beruhen, daß den direkten Abschnürungsprodukten des Makromers nunmehr weniger feinkörniges Material zugewiesen wird als früher; die Ursache liegt vielmehr darin, daß der helle Raum, der den voluminösen Charakter jeweilen bedingte, nicht mehr in der ursprünglichen Weise zur Entwicklung kommt. Dann wurde aber auch, so schließen wir, im Verlaufe der Furchung das flüssige Plasma der hellen Partie beim Abflachen einer Zellgruppe nicht allein vom Inhalt der großen Kugel absorbiert, sondern blieb jedenfalls zu einem kleineren Teil auch in den betreffenden Mikromeren zurück, wie wir dies übrigens schon bei Anlaß der Bildung des vierzelligen Stadiums vermuteten.

Wenn mir nun auch die wahre Bedeutung der körnerlosen Partie für die Bildung der embryonalen Zellen noch völlig unklar ist, so darf sie doch entschieden nicht übersehen werden und sie läßt, wenn mehrere derartige Fälle genauer verfolgt sein werden, vielleicht wichtige Schlüsse zu.

Eine Furchungshöhle ist auf dem zwölfzelligen Stadium, wie Fig. 23 a zeigt, noch nicht vorhanden.

Das dreizehnzellige Stadium (Fig. 24) kann auf zwei Arten entstanden sein: entweder durch Zweiteilung der ersten vier Mikromeren des neunzelligen Stadiums oder durch Teilung der letzten Furchungskugel der zwölfzelligen Stufe. Die neue Erscheinung, die uns hier entgegentritt, besteht in der Bildung einer wirklichen Furchungshöhle (Fig. 24 a *fh*). Dadurch, daß die Zellen, die vorher als Kappe dem Makromer flach und dicht auflagern, sich allmählich von demselben abzuheben beginnen, bildet sich ein kleiner, allseitig scharf begrenzter Raum zwischen der Mutterzelle *ma* und ihren Derivaten.

Auch ZIEGLER hat dieses Stadium gesehen und ich kann mit Vergnügen konstatieren, daß sich unsere Abbildungen bis auf die Lage des Makromerenkerns vollständig decken.

Daß die große, auch jetzt noch mit relativ dunklem Inhalt



erfüllte Furchungskugel (*ma*) unbekümmert um die rege Thätigkeit der Mikromeren fortführt, neue unpaare Teilungsprodukte zu liefern, beweist der Längsschnitt durch das soeben beschriebene Stadium (Fig. 24 a). Die beiden Centrosomen waren auf demselben Schnitt zugleich zu sehen; die Kernspindel liegt, wie früher, excentrisch.

Der bis anhin beschriebene Furchungsmodus wird in der Folge im wesentlichen beibehalten. Wie die dunkle Zelle fortwährend neue Mikromeren abschnürt, die sich regelmäßig nachher äqual teilen, so fahren auch die kleineren Zellen ihrerseits fort, sekundäre und tertiäre Teilprodukte zu liefern, was man aus der großen Menge der in den Serien auftretenden Kernteilungsfiguren ersehen kann. Ich habe deshalb aus den vielen mir zu Gebote stehenden folgenden Stadien nur noch eines ausgewählt, das in verschiedenen Beziehungen interessant erscheinen mag. Es ist das sechszehnzellige Stadium (Fig. 25).

Fürs erste sehen wir, daß sich die Zahl der Vierergruppen vermehrt und die Furchungshöhle erweitert hat. Sodann bemerken wir zwei Zellen, die in Teilung begriffen sind: das Makromer (*ma*) und die von ihm zuletzt gebildete Tochterzelle (*lf*). Es fällt uns dabei auf, daß die größere Kugel ihrem kleinen Sprößling so rasch in der Vermehrung folgt, was bis jetzt nicht beobachtet wurde. Die Tendenz der großen Furchungszelle, die Teilung auf höheren Stufen allmählich rascher durchzuführen, als dies in den ersten Stadien der Fall war, steht bei *Cyclas* nicht vereinzelt da und ist, wie ich glaube, auch unschwer zu erklären. Jedenfalls ist, wie wir schon oben andeuteten, nicht mehr die große Masse des Zellinhaltes zu bewältigen. Alle bis jetzt von mir an *Cyclas* beobachteten Erscheinungen drängen uns doch die Überzeugung auf, daß bei der Teilung jeweilen ein die Masse ordnendes und sondierendes Prinzip auftritt und nichts hindert uns daran, diesen regulierenden Faktor im Kern selbst zu suchen. Je mehr nun die Masse der Zelle abnimmt, desto schneller kann sie auch jeweilen orientiert und den einzelnen Tochterzellen übermittelt werden.

Endlich treffen wir hier, wenigstens in meinen Objekten, zum erstenmal diejenigen Zellen an, die ZIEGLER in seiner *Cyclas*-untersuchung *Mesenchym* nennt; sie sind in Fig. 25 a und 25 c mit *ms* bezeichnet.

ZIEGLER erwähnt diese kleinen Zellen zwar erst auf der Stufe der *Gastrula*, wo sie sich zum Teil in der Nähe der *Mesoderm*-zellen, zum Teil auch unten an der vorderen Wand finden und

vermutet, sie möchten aus den zwei großen Zellen des mittleren Blattes hervorgegangen sein. „Es wäre aber auch möglich“, fährt ZIEGLER fort, „daß Mesenchymzellen aus dem Ektoderm stammen oder später noch aus demselben hervorrücken. . . . Es ist dies überhaupt schwer zu entscheiden, da man diesen Zellen das Vermögen, amöboid zu wandern, zuschreiben muß und also aus der Lage nichts schließen kann. Durch kontinuierliche Beobachtung die Abkunft zu erkennen, dürfte bei *Cyclas* überhaupt unmöglich sein <sup>1)</sup>.“

Es kommt bei den Keimen der verschiedensten Tiere vor, daß gelegentlich Zellen Wanderungen antreten, und dies wurde z. B. von BLOCHMANN für die Mesodermzellen von *Neritina*, von HALLEZ bei denjenigen von *Leptoplana tremellaris* und von KNIPOWITSCH (29) bei *Clione limacina* nachgewiesen. Wir haben somit auch keine Ursache, den Mesenchymzellen diese Fähigkeit abzusprechen. — Wenn nun auch thatsächlich aus der momentanen Lage solcher Zellen nichts Entscheidendes zu folgern ist, so ist meiner Ansicht nach gerade die kontinuierliche Beobachtung der einzige Weg, um dem bisher rätselhaften Ursprung dieser Elemente auf die Spur zu kommen. Daß eine lückenlose Untersuchung der Entwicklungsstadien schließlich auch bei *Cyclas* kein Ding der Unmöglichkeit ist, soll durch die vorliegende Arbeit womöglich gezeigt werden.

Der Grund, weshalb uns die Entstehung des Mesenchyms bis anhin entgangen, liegt sehr wahrscheinlich darin, daß diese Zellen vermöge ihrer Kleinheit die Abschnürung von der Mutterzelle sehr rasch ausführen. Auch diese Annahme schließt aber nicht aus, daß wir bei kontinuierlicher Beobachtung zufällig einmal eine solche Zelle in ihrer Bildung überraschen, und ich bin geneigt anzunehmen, es sei dies in Fig. 25a und 25c wirklich der Fall. Kernteilungsfiguren habe ich für Mesenchymzellen trotz eifrigen Suchens keine eruieren können, aber die Art, wie die beiden Zellen *ms* seitlich symmetrisch mit Hilfe plasmatischer Fortsätze der großen Furchungskugel anhaften, läßt ihre Entstehung aus dieser letzteren als wahrscheinlich erscheinen. — Indem ich in erster Linie die Unzulänglichkeit dieser von mir gelieferten Argumente vollständig anerkenne, sehe ich ferner auch den Zweck nicht ein, welcher der Bildung von Mesenchym auf so frühen Stadien zu Grunde liegen sollte.

---

1) l. c. p. 530, 531.

Wir haben weiter oben für die Mikromeren das Bestreben konstatiert, auf allen Seiten an dem Makromer hinabzurücken und dasselbe schließlich ganz zu umwachsen. Da sich unterdessen die Furchungshöhle ebenfalls mehr und mehr vergrößert, so tritt einmal ein Stadium ein, wie wir es in Fig. 26 halbschematisch dargestellt finden: Die kleinen, hellen Zellen (*ec*) bilden die einschichtige Wand einer Blase, welche im Innern eine große Höhle (*fh*) aufweist. Vollständig findet jene Umwachsung indes nie statt; es bleibt vielmehr die bekannte große Zelle (*ma*) als Begrenzungselement der Furchungshöhle in der Wand bestehen. Diese Zelle als kleiner Rest der großen Kugel *ma* des zweizelligen Stadiums zeigt immer noch dunkleres, grobkörnigeres Plasma als ihre Tochterzellen.

Das Stadium Fig. 26 zählt ungefähr dreißig Zellen und schon ist unter ihnen eine weitere Differenzierung eingetreten: Von den kleineren, hellen Zellen der Wand werden die einen lang, schmal und zeigen einen ovalen Kern, andere dagegen runden sich ab und weisen einen mehr kugligen Kern auf.

In der Arbeit über *Unio* zeichnet RABL das genannte Stadium von *Cyclas* ebenfalls ab<sup>1)</sup>. Die beiden Darstellungen entsprechen einander zwar vollständig; ich kann aber RABL nicht beistimmen, wenn er diese Stufe von *Cyclas* mit Fig. 19, Taf. X der *Unio*-Entwicklung vergleichen will. Wir werden indes erst später auf diesen Punkt eintreten können.

Aus einer Masse von dreißig oder mehr Zellen, welche überdies schon mehr oder weniger differenziert sind, die zuletzt entstandene Furchungskugel herauszufinden, fällt schon sehr schwer, um so mehr noch, als diese sich jetzt nicht mehr durch besondere Größe von ihren Stammesgenossen zu unterscheiden vermag. Es ist ja wohl möglich, daß die mit *lf* (Fig. 26) bezeichnete Zelle die unmittelbar vorher aus dem Makromer abgeschnürte Tochterzelle repräsentiert, ganz bestimmt wage ich dies aber nicht mehr zu behaupten. Sollte dies, wie ich vermute, doch der Fall sein, so ist die Furchungskugel *lf* überhaupt das letzte der in ursprünglicher Weise entstehenden unpaaren Mikromeren; denn von nun an liefert die dunkle Zelle *ma* keine ektodermalen Produkte mehr.

---

1) l. c. Fig. 58.

Die Wandung der Blase wird jetzt aus zweierlei Elementen zusammengesetzt:

- 1) aus hellen, kleinen, zum Teil prismatischen, zum Teil runden Zellen, die den größten Teil der Blasenwand bilden, und
- 2) aus einer relativ großen, dunklen Zelle, die in unserer Zeichnung (Fig. 26) den Boden der Blase darstellt.

Jene, die Summe aller im Laufe der Furchung zur Abschnürung gelangten Mikromeren bilden das zukünftige Ektoderm des Embryo, während aus der letzteren sowohl Mesoderm als Entoderm hervorgeht.

Die Entwicklung von *Cyclas* bestätigt daher vollständig den Satz RABL's, den er im theoretischen Teil seiner Unio-Untersuchung ausspricht. Er sagt dort (l. c. p. 342): . . . . . „Die Furchung der Muscheln bietet uns aber auch noch in einer anderen Hinsicht ein sehr hohes Interesse dar. Wir haben nämlich gesehen, daß schon außerordentlich frühzeitig — noch lange vor der Bildung der Keimblätteranlagen — eine Differenzierung in den Furchungskugeln auftritt, die immer weiter und weiter schreitet und schließlich dazu führt, daß die ganze Anlage des Entoderms und Mesoderms zusammengenommen nur als eine einzige große Zelle erscheint, während alle anderen Furchungskugeln lediglich die Bausteine des äußeren Keimblattes liefern.“

Das soeben besprochene Stadium Fig. 26 geht der Mesodermbildung unmittelbar voran. Indem wir zu diesem wichtigen Punkte in der Entwicklung selbst übergehen, lassen wir zuerst ZIEGLER sprechen. An das von ihm abgebildete dreizehnzellige Stadium anschließend, fährt er fort: „Eine andere günstige Schnittserie zeigte das in Fig. 4 A und 4 B dargestellte Stadium; man findet die große Zelle, eine Anzahl kleiner und bilateral zwei größere  $m_1$  und  $m_2$  (die beiden Urmesodermzellen). Diejenige Zelle, aus welcher soeben die Zellen  $m_1$  und  $m_2$  durch Teilung entstanden sind, ist die letzte, die in der bisherigen Weise von der großen Zelle abgeschnürt wird; die nächste Teilung der großen Zelle giebt zwei gleiche Teilstücke und ihre Richtung steht senkrecht auf derjenigen der bisherigen Teilungen, so daß die neuen Zellen ebenso wie  $m_1$  und  $m_2$  zu den Seiten der Medianebene liegen . . . . . Bevor diese Teilung der großen Zelle erfolgt, sind die kleinen Zellen auf beiden Seiten abwärts vorgerrückt und trafen hinten unter den Zellen  $m_1$  und  $m_2$  medianwärts zusammen, wie Fig. 5 A und 5 B zeigt“ (l. c. p. 546).

Ich bin in dieser Beziehung zu einem anderen Resultat gelangt.

Fig. 27a—e stellt uns fünf aufeinanderfolgende Schnitte durch ein Stadium der Blase vor, welche die Bildung des mittleren Keimblattes in wünschbar klarer Weise verfolgen lassen. Die ganze Serie besteht zwar aus neun Schnitten, von denen aber die beiden ersten und die beiden letzten nur die angeschnittene Wand zeigen und deshalb weggelassen wurden.

Fig. 27 a (dritter Schnitt der Serie) zeigt ebenfalls noch nichts Besonderes, dagegen fällt uns in Fig. 27 b eine große, dunkle Zelle  $ma_1$  mit großem, rundlichem Kern auf, der sich eine etwas kleinere, ebenfalls rundliche Zelle  $um_1$  ganz innig anschmiegt. Die letztere ragt ziemlich weit in die Furchungshöhle ( $fh$ ) hinein und zeigt ein wenig helleres Plasma als die unmittelbar unter ihr liegende Zelle  $ma_1$ . Fragen wir nach dem Ursprung zunächst der Zelle  $um_1$ , so würde alle Wahrscheinlichkeit dafür sprechen, daß sie aus der Kugel  $ma_1$  entstanden sei, der sie ja auch jetzt noch mit breiter Basis aufsitzt. Vollständig entschieden ist dies aber dadurch noch nicht, da die Zelle  $um_1$  ebensogut an einem anderen Punkte der Blase entstanden und durch Wanderung hierher gelangt sein könnte. Auch der folgende Schnitt 27 c, der dieselben zwei Zellen, im Begriffe zu verschwinden, enthält, giebt uns darüber keine sichere Auskunft.

Fig. 27 d zeigt uns nun genau an der Stelle der Zellen  $ma_1$  und  $um_1$  eine einzige große Zelle  $ma_2$ , die genau der Summe jener beiden entspricht. Sie zeigt genau dasselbe grobkörnige Plasma wie die Zelle  $ma_1$  und wie die große Furchungskugel  $ma$ , die uns während der ganzen Entwicklung so sehr auffiel.

Diese Zelle  $ma_2$  ist gerade im Begriffe, gegen die Höhle  $fh$  hin einen Teil ihres Inhaltes in Form einer Zelle abzuschnüren. Das Teilprodukt wird allem Anschein nach etwas kleiner ausfallen als der übrige Teil, und zwar wird das Verhältnis ungefähr dasjenige zwischen  $ma_1$  und  $um_1$  sein. Die neue Zelle, die dadurch zustande kommt, wird genau auf der Zelle  $um_1$  liegen, während der größere Rest ebenso genau nach Größe, Form und Inhalt der Zelle  $ma_1$  entsprechen wird.

Es wird an der Hand dieses Materials nicht schwer sein, über den Ursprung der uns interessierenden Zellen Auskunft zu geben:

1) Die Zellen  $um_1$  und  $ma_1$  gehören unbedingt zusammen und bildeten früher eine einzige große Zelle, die der Nachbarzelle  $ma_2$  spiegelbildlich entsprach. Von derselben wurde ein kleinerer

Teil  $um_1$  gegen die Furchungshöhle hin abgeschnürt, während der größere Rest in der Wand der Blase zurückbleibt.

2) Diese große Zelle  $ma_2$  und ihre ebenbürtige, aber bereits geteilte Nachbarzelle können ihrem ganzen Wesen nach gar nichts anderes sein, als die Teilungsprodukte des Makromers  $ma$  der Fig. 26. Diese Furchungskugel hat sich demnach unterdessen in zwei gleiche Teile geteilt und zwar durch eine Teilungsebene, die zu allen vorhergehenden senkrecht steht. Jede der grobkörnigen Teilzellen wölbt sich unmittelbar nachher gegen den Hohlraum der Blase vor und schnürt eine rundliche Zelle gegen diese Seite ab. Während aber die Teilung der einen Zelle schon vollständig beendet ist, steht die andere erst im Begriffe, dies zu thun, doch folgt sie unmittelbar nach.

Nachdem die Zelle  $ma_2$  ihren Sprößling gebildet haben wird, treffen wir in der Furchungshöhle symmetrisch zu beiden Seiten der Medianebene zwei ziemlich große, rundliche Zellen; es sind die Urzellen des Mesoderms. Auch in der Wand der Blase finden sich nunmehr zwei große, mit grobkörnigem Inhalt versehene Zellen in einer zur Medianebene symmetrischen Anordnung. Wir bezeichnen sie als die Urzellen des Entoderms.

Es sind aber noch weitere Betrachtungen an die vorliegenden Präparate zu knüpfen:

1) Trotz der absoluten Klarheit, in der die zu zeichnenden Objekte vorlagen, war es mir geradezu unmöglich, hier das letzte der abgeschnürten Mikromeren (Fig. 26 *lf*) noch aufzufinden. In einem der fünf Serienschnitte mußte es entschieden zu sehen sein, da es doch an eine der beiden großen Wandzellen  $ma_1$  oder  $ma_2$  anstößt. Diese tauchen aber auf und verschwinden wieder innerhalb der gezeichneten Bilder. Die Abwesenheit einer Furchungskugel, die *lf* entsprechen würde, läßt nur eine Erklärung zu: Die Zelle *lf* hat sich bereits geteilt und dadurch den übrigen ektodermalen Zellen gleichgestellt.

2) Bei der Bildung der Mesodermzellen entsteht kein heller Raum zwischen den Teilprodukten, sonst müßte er unbedingt in  $um_1$  zu sehen sein.

3) Die Zellen des Ektoderms sind schon stark differenziert: Neben großen, oft merkwürdig gestalteten Kernen enthalten sie nicht selten stark lichtbrechende Kügelchen, wie dies ZIEGLER für die „Kopfblase“ der Gastrula konstatierte.

Das körperliche Bild des oben besprochenen Stadiums ist halb-

schematisch in Fig. 28 dargestellt. Die vordere Hälfte der Blase ist weggeschnitten gedacht und die Schnittrichtung ist senkrecht zu derjenigen in Fig. 27 gelegt<sup>1)</sup>.

Unmittelbar neben der Serie, die in Fig. 27 zur Darstellung kam, fand sich eine zweite, durch ein etwas vorgerückteres Stadium der Mesodermbildung vor, der ein einzelner Schnitt Fig. 29 entnommen ist. Die Schnittrichtung entspricht derjenigen von Fig. 28 und bereits ist auch die zweite der Urmesodermzelle *um*, zur Abschnürung gelangt.

Vergleichen wir die angedeuteten Befunde mit denen ZIEGLER's, so ergibt sich folgendes:

ZIEGLER's Angabe, daß sich die große Furchungskugel durch eine zur früheren Richtung senkrecht stehende Furche in zwei gleiche Teile teile, erweist sich als vollkommen richtig, aber diese Teilung findet, wie wir gesehen, vor der Mesodermbildung statt, nicht nachher, wie ZIEGLER behauptet. Ferner verdankt die Anlage des mittleren Keimblattes ihre Entstehung nicht dem zuletzt abgeschnürten Mikromer, sondern entstammt jenen beiden Teilprodukten des Makromers und ist, wie dies ZIEGLER wohl auch annimmt, von vornherein paarig. Er bemerkt zwar nicht ausdrücklich, daß sich die zuletzt entstandene Furchungskugel (*lf*) vor der Bildung der Zellen *m*<sub>1</sub> und *m*<sub>2</sub> in zwei gleiche Teile teile. Sollte ZIEGLER dies wirklich nicht voraussetzen, so müßte er eine einzige, durch Teilung aus *lf* entstandene Urmesodermzelle annehmen, aus der erst später die paarige Anlage des mittleren Keimblattes, die Zellen *m*<sub>1</sub> und *m*<sub>2</sub>, hervorgehen würde. Ich bin aber mit RABL (l. c. p. 352) der Ansicht, daß die seitlich symmetrische Lagerung der ersten Mesodermzellen für alle Bilaterien (mit Ausnahme der Polycladen) typisch ist. — Gleichviel nun, ob man eine paare oder unpaare Anlage des Mesoderms annehmen wollte, so kann weder im einen noch im anderen Falle das Urmesoderm aus dem letzten Mikromer hervorgehen und zwar, abgesehen von unserer gewiß unzweideutigen Beweisführung, aus dem ganz einfachen Grunde, weil die genannte Zelle zu klein ist, um die zwei großen Teilprodukte *m*<sub>1</sub> und *m*<sub>2</sub> aus sich hervorgehen zu lassen. Auch der Inhalt der Mesodermzellen stimmt nicht für eine Abstammung aus ektodermalen Elementen.

1) Die Kernspindel steht, nachdem sie sich um einen Winkel von 180° gedreht, wieder senkrecht, wie im zweiselligen Stadium, von dem wir ausgingen.

Genau denselben Schnitt, den ZIEGLER in Fig. 4B darstellt, habe ich auch in meinen Präparaten einigemal beobachtet. Die Zelle, die er mit *m* bezeichnet, ist aber sicher weder Mesoderm noch das zuletzt abgeschnürte Mikromer, sondern die eine Hälfte der großen Furchungskugel, während *gf* die andere Hälfte darstellt. Die Zelle *m* erscheint nur deshalb kleiner als die Nachbarzelle *gf*, weil sie bloß angeschnitten wurde, was durch die Abwesenheit eines Kernes wohl genügend bewiesen ist. Der etwas schiefe Schnitt würde also die unmittelbar auf meine Fig. 26 folgende Stufe vorstellen.

Einen ähnlichen Verlauf der Mesodermbildung, wie wir ihn bei *Cyclas* angetroffen, beschreibt auch RABL für *Unio*<sup>1)</sup>: „Die große, am vegetativen Pol gelegene Zelle teilt sich in zwei nahezu gleich große Teile. . . . Bald darauf zerfällt die Zelle I in zwei nie ganz gleich große Teile, kurze Zeit nachher geschieht dies auch mit der Zelle II.“ Auffallend ist dabei zunächst die Tatsache, daß auch bei *Unio* die zwei großen Zellen ihre Teilprodukte nicht gleichzeitig, sondern nacheinander bilden. RABL belegt zwar seine Angaben nicht mit den notwendigen Beweisen und bemerkt eingangs bloß, daß karyolytische Figuren an den in Chromsäure gehärteten Präparaten zwar vorhanden, aber nicht mit der nötigen Genauigkeit zu verfolgen gewesen seien. Trotzdem zweifle ich an der Richtigkeit der Behauptung RABL's nicht und für *Cyclas* wenigstens trifft sie sehr genau zu.

RABL fährt dann fort: „Auf diese Weise sind aus der großen vegetativen Zelle vier Zellen entstanden. Nun teilen sich die zwei größeren derselben abermals, so daß nunmehr am vegetativen Keimpol sechs Zellen zu liegen kommen. . . . Diese sechs Zellen, die sich von allen übrigen Zellen des Keims durch ihre viel bedeutendere Größe und Undurchsichtigkeit auszeichnen, teilen sich im weiteren Verlaufe der Entwicklung abermals, so daß dann ungefähr 10 bis 15 nahezu gleich große Zellen am vegetativen Pol zu sehen sind. Diese Teilung schreitet jedoch nicht immer gleichmäßig weiter, sondern es macht sich vielmehr bald ein sehr auffallender und für die ganze weitere Entwicklung höchst wichtiger Unterschied in den Teilungsprodukten bemerkbar. Während nämlich die Mehrzahl der aus der großen vegetativen Zelle hervorgegangenen Zellen sich noch einige Zeit gleichmäßig der Länge nach weiter teilt, bleiben zwei symmetrisch rechts und links von

---

1) l. c. p. 323 und 324.



der Medianlinie gelegene Zellen zurück, welche einen von den übrigen, bereits gebildeten Embryonalzellen verschiedenen Entwicklungsgang einschlagen und für die Bildung der Keimblätter von der allergrößten Bedeutung werden.“ Aus diesen beiden Zellen geht nämlich nachher das Mesoderm des Embryos hervor.

Es fällt auf, daß RABL das Schicksal der kleinen Teilprodukte der Zellen I und II nicht ganz speziell verfolgt; es ist nämlich nicht unwahrscheinlich, daß sie zu den beiden symmetrisch gelegenen Zellen, aus denen das mittlere Keimblatt hervorgeht, in näherer Beziehung stehen, ja daß es geradezu diese Zellen selbst sind. Wenn wir die Entwicklung von *Cyclas* vergleichsweise beziehen, so erkennen wir in dem *Unio*-Stadium, auf dem sich die Zellen I und II teilen, unschwer unsere Stufen Fig. 27 und 28. Die Zellen I und II (l. c. Taf. X, Fig. 18) würden in dem Falle den Zellen  $ma_1$  und  $ma_2$  der Fig. 29 von *Cyclas* entsprechen, während die aus jenen abgeschnürten Tochterindividuen Ib und IIb, den Zellen  $um_1$  und  $um_2$  analog, das Urmesoderm repräsentierten. Diese Vermutung wird noch bestärkt durch die weitere Analogie, daß auch bei *Cyclas*, wie wir sehen werden, die zwei großen Zellen  $ma_1$  und  $ma_2$  sich weiter teilen, ähnlich den dunkeln Zellen von *Unio*.

Dasjenige Stadium der Malermuschel, auf dem sich von den Zellen I und II erst die eine geteilt hat (Fig. 19, Taf. X), setzt nun RABL in eine Reihe mit seiner Fig. 58 (Taf. XII), oder, was dasselbe ist, mit Fig. 26 unserer *Cyclas*-Entwicklung. Faktisch aber entspricht, wie wir gesehen, seine Fig. 19 (Taf. X) meiner Fig. 28.

Es handelt sich nun, indem wir zu der Entwicklung von *Cyclas* speziell zurückkehren, noch um das Schicksal der zwei großen, ebenfalls symmetrisch zur Medianlinie gelegenen Furchungskugeln, welche die Mesodermanlage tragen und ihre Beziehung zum dritten der Keimblätter.

ZIEGLER (l. c. p. 530) berichtet über die Entstehung des Entoderms folgendes: „Ich fand das Blastulastadium als eine einschichtige Blase, in deren Wand man viele kleine Zellen, mehrere größere und nahe bei diesen die Zellen  $m_1$  und  $m_2$  erkannte. Die wenigen größeren Zellen sind ohne Zweifel durch wiederholte Teilung aus jener einen großen Zelle entstanden, die während der ganzen Furchungsperiode in die Augen fiel. — Eine andere Schnittserie . . . zeigt an der Blastula eine kleine Einsenkung; unter dieser befinden

sich große, durch gegenseitigen Druck verlängerte Zellen, höchst wahrscheinlich die Teilprodukte der großen Zelle; es ist deutlich, daß diese Stelle im Begriffe ist, zur Bildung der Gastrulahöhle sich einzusenken.“

Diese Vermutung ZIEGLER's, es möchte das Entoderm durch wiederholte Teilung aus der großen, dunkeln Furchungskugel hervorgehen, erweist sich nach den von mir gefundenen Resultaten als vollständig zutreffend.

In Fig. 30a, b, c, d sind vier Schnitte aus einer Serie dargestellt, welche unsere Betrachtungen unmittelbar an Fig. 29 anzuschließen erlauben. An Stelle der zwei großen, dunkeln Zellen sind nun deren vier zu sehen, gleichfalls grobkörnig wie jene: Es sind die Teilprodukte der zwei genannten. Von diesen vier Zellen befinden sich drei schon wieder in Teilung, und zwar geht diese auch hier nicht in allen Zellen gleichzeitig vor sich, eine Erscheinung, die uns bereits bei der Bildung des Mesoderms interessierte. Im vorgeschrittensten Zustande befindet sich Zelle  $en_1$ , ihr unmittelbar folgt  $en_2$ . Wir dürfen vermuten, daß die Zelle  $en_1$ , obschon dies weiter keine Konsequenzen zuläßt, der Zelle  $ma_1$  (Fig. 28 u. 29) entstammt. — Während sich ferner die Zelle  $en_3$  erst zu dem nun stattfindenden Teilungsprozeß vorbereitet und ihre Chromatinsubstanz zum Knäuel sammelt, verharrt der Kern der letzten Kugel  $en_4$  noch in tiefer Ruhe, was man aus der Anwesenheit der zwei Kernkörperchen ersehen kann.

Das körperliche Bild dieser Stufe versuchte ich in Fig. 31 darzustellen. Ein Stück der vorderen Wandung ist herausgeschnitten gedacht, um ins Innere der Blase hineinsehen zu können. Am Grunde treffen wir, kurzweg mit  $en$  bezeichnet, die oben erwähnten vier Zellen, auf denen die runden Zellen  $um_1$  und  $um_2$  des Mesoderms ruhen.

Da von den vier Zellen sich schon drei in Teilung befinden und die letzte jedenfalls bald folgen wird, so dürfen wir annehmen, daß in kurzer Zeit acht dunkle Zellen entstanden sein werden, die, ein scheibenförmiges Feld darstellend, die Blase von einer Seite her begrenzen und in Zukunft noch weiteren Teilungen unterliegen.

Dieses Stadium wollen wir, wie dies RABL bei UNIO vorschlägt, als *Blastosphaera* bezeichnen, weil es der Einstülpung unmittelbar vorangeht.

Die *Blastosphaera* von *Cyclas* ist somit eine mehr oder weniger kugelige Blase, die von einer einschichtigen Wand von Zellen

begrenzt wird. Diese Wand setzt sich aus dreierlei Elementen zusammen:

1) Aus den schon oben beschriebenen hellen, kleinen Zellen, welche das Ektoderm bilden.

2) Aus zwei runden, ziemlich großen, symmetrisch rechts und links der Medianebene gelegenen Zellen, deren Inhalt in der Färbung etwa die Mitte halten mag zwischen demjenigen der Elemente des Ektoderms und dem der dunkeln, großen Zellen. Diese zwei Zellen bilden die Mesodermanlage.

3) Aus einem scheibenförmigen Feld dunkler, durch gegenseitigen Druck allmählich sich abflachender Zellen, aus denen das Entoderm entsteht.

Da sich dieses letzte der Keimblätter, wie wir unten sehen werden, zum Gastrulumund einsenkt, so bildet Cyclas in Bezug auf die Anlage des Mesoderms einen weiteren Beleg für die Behauptung RABL'S (l. c. p. 347): „Das mittlere Keimblatt entsteht aus zwei am Mundrande der Gastrula gelegenen Zellen, deren Verwandtschaft zu den Zellen des inneren Blattes eine viel innigere ist, als zu jenen des äußeren. Die Lage dieser Zellen ist in Bezug auf die Körperachsen des Embryos eine seitlich symmetrische.“

Die soeben angedeutete Einsenkung des scheibenförmigen Feldes findet in Fig. 32 statt. Es entsteht dadurch eine typische Invaginationsgastrula, wie sie schon ZIEGLER bekannt war, mit dessen Abbildung<sup>1)</sup> ich mich ganz einverstanden erkläre.

Die sich einstülpende Partie enthält nur noch eine einzige Zelle, die in Form und Größe den Urentodermzellen der Fig. 30 entspricht, während sich die anderen bereits in eine ganze Anzahl hohe cylindrische Zellen aufgelöst haben. Wie man aber aus der Fig. 32 ersieht, zeigt auch diese Zelle das Bestreben, sich weiter zu teilen und es ist nicht schwer einzusehen, daß die zwei Tochterzellen den übrigen Elementen der Entodermschicht genau entsprechen werden.

Die Seite, auf der die Bildung des Gastrulumundes vor sich geht, entspricht der ventralen Seite des Embryos.

Das Mesoderm hat sich unterdessen aus dem Verband mit den Entodermzellen gelöst; die Wandung, an die es durch die ein-

1) l. c. Taf. XXVII, Fig. 6.

gesenkte Partie gedrängt wird, repräsentiert die hintere Seite und zwar deshalb, weil aus den Zellen *s* (Fig. 32) die Schalendrüse hervorgeht. — Ob die das Urmesoderm umgebenden Zellen aus diesem selbst abstammen, kann ich jetzt nicht entscheiden, ebensowenig vermag ich Sicheres über die Zelle *ms* (Fig. 32) anzugeben. Das merkwürdige Vordrängen der Zelle *s* aus dem Ektoderm endlich ist eine zu vereinzelte Erscheinung, als daß ich ihr bereits Wert beilegen könnte. Vielleicht gelingt es mir später, über alle diese von ZIEGLER als Mesenchymzellen bezeichneten Elemente Aufschluß zu erlangen.

Nach oben und vorn bemerken wir eine Kuppe relativ großer Zellen. Sie sind nach dem Vorschlag ZIEGLER's, mit *Kb* bezeichnet und liefern das Material zur Bildung der „Kopfblase“.

Der Schnitt, den wir hier (Fig. 32) vor uns haben, ist somit ein Medianschnitt, auf den ich, vorgreifend, schon früher aufmerksam machte, und zeigt deshalb auch nur die eine der Urmesodermzellen.

Fig. 33 enthält einen Schnitt, der, senkrecht zum vorigen, etwa in der Richtung *a—b* (Fig. 32) durch ein etwas älteres Stadium der Gastrula gelegt wurde. Die Ränder des Blastoporus zeigen bereits die Tendenz, sich in der Medianlinie aneinander zu legen. ZIEGLER hat dieses Stadium nicht gesehen und deshalb konnte er nicht entscheiden, „ob sich der Blastoporus von vorn oder von hinten schließt“ (l. c. p. 532). Da ich diese Frage in einer anderen Arbeit über *Cyclas* genauer erörtern möchte, lasse ich sie hier einstweilen ebenfalls unentschieden.

Zum Schluß möchte ich noch auf eine Bemerkung ZIEGLER's, die mir etwas zu weit gefaßt erscheint, zu sprechen kommen. Er sagt (l. c. p. 528):

„Schon oben habe ich darauf hingewiesen, daß die Furchung von *Cyclas*, soweit sie beobachtet ist, mit derjenigen von *Unio* (nach RABL) und der von *Teredo* (nach HATSCHKE) übereinstimmt. Ebenso furcht sich *Anodonta* (nach FLEMMING), ferner *Cardium* (nach LOVÉN) und die europäische *Auster* (nach HORST).“

In der That erinnert *Cyclas* in verschiedenen Beziehungen an die hier citierten Fälle von Furchungserscheinungen. Diese Ähnlichkeit in der Entwicklung erstreckt sich aber jeweilen nur auf einen kleineren oder größeren Abschnitt derselben. Es ist richtig, daß die Furchung von *Cyclas* analog verläuft wie diejenige von *Teredo*, insofern wir dabei nur die Bildung

des ersten Keimblattes ins Auge fassen. In beiden Fällen wird vom Makromer eine kleine Tochterzelle abgeschnürt, die sich sofort äqual teilt, während die große Zelle fortfährt, neue unpaare Teilungsprodukte zu liefern. Indes zeigen sich auch wichtige Unterschiede: Auf das Fehlen eines hellen Raumes bei *Teredo* haben wir schon oben aufmerksam gemacht; es kommt aber hier auch nicht zur Bildung einer Furchungshöhle und das Ektoderm endlich setzt sich aus einer sehr geringen Zahl von Furchungskugeln zusammen. HATSCHKE glaubt die letztere Erscheinung aus der geringen Größe des Eies erklären zu müssen, welche Anschauung ich aber nach den bei *Cyclas* gesammelten Erfahrungen nicht teilen kann.

STEPANOFF giebt den Durchmesser eines *Cyclas*-Eies zu 0,052 mm, denjenigen eines reifen zu 0,0608 mm an, was mit meinen Messungen ziemlich genau stimmt<sup>1)</sup>. Das Ei von *Teredo* nun mag nach den Abbildungen HATSCHKE's im befruchtungsfähigen Zustand einen Durchmesser besitzen, der demjenigen des jüngeren *Cyclas*-Eies entspricht. Diese Differenz kann kaum einen so gewaltigen Unterschied in der Zahl der Furchungskugeln hervorrufen. Dagegen scheint mir auch, wie HATSCHKE annimmt, das Fehlen der Furchungshöhle auf der geringen Zahl der Zellen zu beruhen und in der That beginnt sich die Furchungshöhle von *Cyclas* ziemlich genau auf derjenigen Stufe erst anzulegen, wo die Anlage des ersten Keimblattes bei *Teredo* bereits abgeschlossen ist.

In der Bildung des Mesoderms und Entoderms aber zeigt *Cyclas* entschieden viel mehr Ähnlichkeit mit *Unio*. Ein Unterschied besteht allerdings auch hier darin, daß die Mesodermzellen von *Unio* zuerst in der Wand der Blase liegen, um allmählich vom Ektoderm überwuchert zu werden, während diejenigen von *Cyclas* zum vornherein in die Furchungshöhle hinein abgeschnürt werden.

Angesichts dieser Thatsachen steht die Keimblätterbildung von *Cyclas* vermittelnd zwischen *Teredo* und *Unio*: Mit *Teredo* stimmt sie in der Anlage des Ektoderms, mit *Unio* in derjenigen der anderen Keimblätter im allgemeinen überein.

Was die Furchung des mit *Cyclas* sehr nahe verwandten und von LANKESTER (38) untersuchten *Pisidium*s anbetrifft, stimmt sie so wenig mit den von ZIEGLER und mir an *Cyclas* geschilderten

1) Die Zahl 0,0608 mm ist eher etwas zu hoch gegriffen.

Vorgängen überein, daß ich einstweilen auf ein Urteil darüber verzichte. Es wird aber notwendig sein, *Pisidium* noch einmal einer genauen Untersuchung zu unterziehen, um an der Hand derselben die beiderseitigen Resultate möglichst objektiv miteinander vergleichen zu können.

---

Den Vorschlag, die Entwicklung eines Lamellibranchiaten zum Gegenstand meiner Untersuchung zu machen, verdanke ich der außerordentlichen Güte des Herrn Professor Dr. ARNOLD LANG. Meinem hochverehrten Lehrer spreche ich hierfür, sowie für die zahlreichen Ratschläge, die er mir im Verlauf meiner Studie erteilte, meinen tiefgefühlten Dank aus.

Auch Herrn Privatdozent Dr. KARL FIEDLER bin ich für das rege Interesse, das er der vorliegenden Arbeit stets entgegenbrachte, sehr zu Dank verpflichtet.

---

### Litteraturverzeichnis.

---

- 1) F. BLOCHMANN, Ueber die Entwicklung der *Neritina fluviatilis*. Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. 36, 1882.
- 2) Derselbe, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Gastropoden. Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. 38, 1883.
- 3) N. BOBBETZKY, Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. 13, 1877.
- 4) BOVEY, Ueber die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei *Ascaris megalocephala*. Sitzgsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, Bd. 8, 1892.
- 5) J. BROCK, Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der stylomatophoren Pulmonaten nebst Bemerkungen über die Anatomie und Entwicklung einiger andern Organsysteme. Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. 44, 1886.
- 6) E. CLAPARÈDE, Histologische Untersuchungen über den Regenwurm. Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. 19, 1869.
- 7) O. BÜTSCHLI, Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. 29, 1877.
- 8) E. G. CONKLIN, The Cleavage of the Ovum in *Crepidula fornicata*. Zool. Anzeiger. Jahrg. 15, 1892.
- 9) R. VON ERLANGER, Zur Entwicklung von *Bythinia tentaculata*. (Separatabdruck.)
- 10) Derselbe, Zur Entwicklung von *Paludina vivipara*. Morph. Jahrb. v. GEGENBAUR, Bd. 17, 1891.
- 11) W. FLEMING, Ueber die ersten Entwicklungserscheinungen am Ei der Teichmuschel. Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. 10, 1874.
- 12) Derselbe, Notiz zur Entwicklungsgeschichte der Najaden. Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. 26, 1876.
- 13) Derselbe, Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden. Wiener Sitzb. 4. Febr. 1875.
- 14) Derselbe, Beobachtungen über die Beschaffenheit des Zellkerns. Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. 13, 1877.
- 15) Derselbe, Zellsubstanz, Kern und Zellteilung, Leipzig 1882.
- 16) H. FOZ, Etudes sur le developpement des Mollusques. Paris 1875.

- 17) BELA HALLER, die Organisation der Chitonen der Adria. CLAUS, Arb. aus dem zool. Institut. d. Un. Wien, Bd. 4, 1882.
- 18) B. HATSCHER, Ueber Entwicklungsgeschichte von *Teredo*. CLAUS, Arb. a. d. zool. Inst. Wien, Bd. 3, 1880.
- 19) Derselbe, Embryonalentwicklung und Knospung der *Pedicellina echinata*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 29, 1877.
- 20) E. HÄCKEL, Die Gastrula und die Eifurchung der Tiere. Jen. Zeitschr., Bd. 9, 1875.
- 21) F. HERMANN, Beiträge zur Histologie des Hodens. Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. 34, 1889.
- 22) O. HERTWIG, Die Zelle und die Gewebe. Grundzüge der allgemeinen Anatomie und Physiologie, Jena 1892.
- 23) H. VON HESSLING, Ueber die Befruchtung der Flußperlmuschel. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 10, 1860.
- 24) R. HORST, On the development of the European Oyster. Quart. Journ. of Micr. Science, Vol. 22, 1882.
- 25) H. VON JHERING, Zur Kenntnis der Eibildung bei den Muscheln. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 29, 1877.
- 26) Derselbe, Ueber die Ontogenie von *Cyclas* und die Homologie der Keimblätter bei den Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 26, 1876.
- 27) Derselbe, Ueber die Entwicklungsgeschichte von *Helix*. Jen. Zeitschr., Bd. 9, 1875.
- 28) J. KLOTZ, Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Geschlechtsapparates von *Lymnaea*. Jen. Zeitschr., Bd. 23, 1889.
- 29) N. KNIPOWITSCH, Ueber die Entwicklung von *Clione limacina*. Biol. Centralblatt, Bd. 11, 1891.
- 30) E. KORSCHULT, Ueber die Entwicklung von *Dreissena polymorpha* Pallas. Sitzsber. d. Ges. naturf. Freunde, Nr. 7, Jahrg. 1891.
- 31) Derselbe, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. In: Festschr. f. Leuckart, 1892.
- 32) Derselbe, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. In: Zool. Jahrb. (SPENGLER), Abteilg. f. Anat. u. Ont., Bd. 4.
- 33) Derselbe, Ueber die Bildung des Chorions und der Mikropylen bei den Insekteneiern. Zool. Anzeiger, 1884.
- 34) Derselbe, Ueber die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellelemente des Insektenovariums. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 43, 1886.
- 35) Derselbe, Ueber einige interessante Vorgänge bei der Bildung der Insekteneier. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 45, 1887.
- 36) ARNOLD LANG, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Jena 1892.
- 37) RAY LANKESTER, Observations on the development of the Pond-Snail and on the Early Stages of other Mollusca. Quart. Journ. of Micr. Science, Vol. 14, 1874.
- 38) Derselbe, Contributions to the developmental history of the Mollusca. Philos. Trans., Vol. 165, 1875.



- 39) FR. LEYDIG, Ueber *Paludina vivipara*. Ein Beitrag zur näheren Kenntnis dieses Tieres in embryologischer, anatomischer und histologischer Beziehung. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 2, 1850.
- 40) Derselbe, Ueber *Cyclas cornea* Lam. MÜLLER's Archiv, 1855.
- 41) S. LOVÉN, Bidrag till kännedom om utvecklingen af *Mollusca Acephala Lamellibranchiata*. Kongl. Vet. Ak. Handlingar, Stockholm 1849.
- 42) CARL RAHL, Ueber die Entwicklung der Malermuschel. Jen. Zeitschr., Bd. 10, 1876.
- 43) Derselbe, Ueber die Entwicklung der Tellerschnecke. Morph. Jahrb. von GEGENBAUR, Bd. 5, 1879.
- 44) Derselbe, Ontogenie der Süßwasserpulmonaten. Jen. Zeitschr., Bd. 9, 1875.
- 45) Derselbe, Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrb. v. GEGENBAUR, Bd. 15, 1889.
- 46) H. ROUSSEAU, Recherches sur le développement des organes génitaux de quelques gastéropodes hermaphrodites. Montpellier 1885. (Nicht benutzt!)
- 47) W. SALENSKY, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchier. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 22, 1872.
- 48) P. SARASIN, Ueber die Theorie des Mesoderms von CARL RAHL. Anat. Anzeiger, 4. Jahrg., 1889.
- 49) SCHIEMENZ, Entwicklung der Genitalorgane bei den Gastropoden. Biol. Centralbl., Bd. 7, 1887—88.
- 50) F. SCHMIDT, Beitrag zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Najaden. WIEGMANN, Archiv, Jahrg. 51, 1885.
- 51) O. SCHMIDT, Ueber die Entwicklung von *Cyclas calyculata* Drap. MÜLL. Archiv, 1854.
- 52) SIMROTH, Ueber die Genitalentwicklung der Pulmonaten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 45, 1887.
- 53) PAUL STEFANOFF, Ueber die Geschlechtsorgane und die Entwicklung von *Cyclas*. WIEGMANN, Arch. f. Nat., Jahrg. 31, Bd. 1, 1865.
- 54) EDMUND B. WILSON, The Cell-Lineage of *Nereis*. Journal of Morphol., Vol. 6, Boston 1892.
- 55) H. ERNST ZIEGLER, Die Entwicklung von *Cyclas cornea* Lam. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 41, 1885.

#### Nachtrag.

- 56) J. HEUSCHER, Zur Anatomie und Histologie der *Proneomenia sluiteri* HUBRECHT. In: Jen. Zeitschr., Bd. 27, 1893.
- 57) EINAR LÖNNBERG, Kernstudien. In: Verhandlg. des Biol. Ver. in Stockholm, Bd. 4, 1891/92.
- 58) L. WILL, Bildungsgeschichte und morphologischer Wert des Eies von *Nepa cinerea* und *Notonecta glauca*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 41, 1885.

## Erklärung der Figuren.

## Tafel XI—XV.

## Durchgehende Bezeichnungen.

<i>b</i> = Blastoporus.	<i>mc</i> = Mikropyle.
<i>c</i> = Centrosomen.	<i>me</i> = Eimembran.
<i>ec</i> = Ectoderm.	<i>mi</i> = Mikromer.
<i>en</i> = Entoderm.	<i>ms</i> = Mesenchym.
<i>ep</i> = Epithelzellen.	<i>n</i> = Nucleus (Keimbläschen).
<i>fh</i> = Furchungshöhle.	<i>nn</i> = Nucleolus (Keimfleck).
<i>h</i> = hörnchenlose, helle Partie.	<i>r</i> = Richtungskörperchen.
<i>lf</i> = letzte Furchungskugel.	<i>t</i> = Wandung des Eifollikels.
<i>m</i> = Mesoderm.	<i>ue</i> = Urei.
<i>ma</i> = Makromer.	

## I. Abschnitt: Eibildung.

Fig. 1. Stück der Follikelwand im Längsschnitt.  $^{900}/_1$ .

Fig. 2. Derselbe Schnitt durch ein etwas vorgeschrittenes Stadium des Ureies.  $^{600}/_1$ .

Fig. 3. Längsschnitt durch eine Falte der Ovarialöffnung.  $^{600}/_1$ .

Fig. 4. Längsschnitt durch eine Eizelle, in die sich der Nahrungsdotter der Epithelzellen ergießt.  $^{900}/_1$ .

Fig. 5. Derselbe Schnitt mit stark verlängerten Kernen von Epithelzellen.  $^{600}/_1$ .

Fig. 6a und 6b. Zwei aufeinanderfolgende Längsschnitte durch eine Eizelle. Fig. 6a ist der der Follikelwand, Fig. 6b der der Follikelhöhle näher stehende Schnitt.  $^{900}/_1$ .

Fig. 7. Schiefer Längsschnitt durch eine Eizelle und ihr Keimlager. In dem letzteren finden sich zwei Ureier.  $^{900}/_1$ .

Fig. 8 und 9. Längsschnitte durch vorgeschrittenere Stadien der Eizelle. In Fig. 9 sind zwei der Follikelwand ansitzende Ureier zu sehen.  $^{900}/_1$ .

Fig. 10a—c. Drei aufeinanderfolgende Längsschnitte einer Serie durch fünf Eizellen, von denen zwei ( $e_2$  und  $e_3$ ) eine Doppelzelle bilden.  $^{900}/_1$ .

Fig. 11. Längsschnitt durch eine Eizelle, welche die zwei Centrosomen enthält.  $^{900}/_1$ .

Fig. 12. Schnitt durch ein von der Wandung losgetrenntes Ei mit Mikropyle ( $mc$ ).  $^{900}/_1$ .

## II. Abschnitt: Furchung.

Fig. 13. Aus 6 Serienschnitten rekonstruiertes körperliches Bild des zweizelligen Stadiums.  $^{900}/_1$ .

Fig. 13a. Serien-(Längs-)Schnitt durch das zweizellige Stadium.  $^{900}/_1$ .

Fig. 14a—g. Serie durch eine Zwischenstufe zwischen dem zweizelligen und dreizelligen Stadium. Die Serie besteht aus 7 Längsschnitten.  $^{900}/_1$ .

Fig. 15. Aus 7 Serienschnitten konstruiertes körperliches Bild des fertigen Dreizellenstadiums.  $^{900}/_1$ .

Fig. 15a. Parallel der Tafelebene liegender Längsschnitt durch Fig. 15.  $^{900}/_1$ .

Fig. 15b. In der Richtung  $a-b$  senkrecht zur Tafelebene gelegener Schnitt durch Fig. 15.  $^{900}/_1$ .

Fig. 16. Aus 9 Serienschnitten konstruiertes dreizelliges Stadium, von der Seite eines Mikromers aus gesehen. Das Makromer findet sich in Teilung begriffen.  $^{900}/_1$ .

Fig. 16a und 16b. Zwei aufeinanderfolgende Schnitte durch Fig. 16. Fig. 16a entspricht dem senkrecht zur Tafelebene liegenden Schnitt  $a_1-b_1$ , Fig. 16b dem unmittelbar darauf folgenden  $a-b$  der Fig. 16.  $^{900}/_1$ .

Fig. 17. Aus 9 Serienschnitten konstruiertes körperliches Bild des fertigen Vierzellenstadiums.  $m_3$  ist die zuletzt vom Makromer abgeschnürte Furchungszelle.  $^{900}/_1$ .

Fig. 17a. Horizontalschnitt durch die drei Mikromeren der Fig. 17.  $^{900}/_1$ .

Fig. 17b. Parallel zur Tafelebene gelegener Längsschnitt durch Fig. 17.  $^{900}/_1$ .

Fig. 18. Aus 8 Serienschnitten konstruiertes fünfzelliges Stadium.  $^{900}/_1$ .

Fig. 18a. Schiefer Längsdurchschnitt durch Fig. 18.  $^{900}/_1$ .

Fig. 18b. In der Richtung  $a-b$  senkrecht zur Tafelebene geführter Schnitt durch Fig. 18.  $^{900}/_1$ .

Fig. 19. Aus 8 Serienschnitten konstruiertes sechszelliges Stadium.  $^{900}/_1$ .

Fig. 19a. Parallel zur Tafelebene gelegter Längsschnitt durch Fig. 19.  $^{900}/_1$ .

Fig. 20. Aus 8 Serienschnitten konstruiertes siebenzelliges Stadium.  $^{900}/_1$ .

Fig. 20a. Etwas schief zur Tafelebene gelegter Längsschnitt durch Fig. 20.  $^{900}/_1$ .

Fig. 21. Aus 9 Serienschnitten konstruiertes achtzelliges Stadium.  $^{900}/_1$ .

Fig. 22. Aus 9 Serienschnitten konstruiertes neunzelliges Stadium. Das Makromer findet sich in Teilung begriffen.  $^{900}/_1$ .

Fig. 22a und 22b. Zwei aufeinanderfolgende Serien-(Längs-) Schnitte durch Fig. 22. Die Kernplatte ist noch nicht geteilt.  $^{900}/_1$ .

Fig. 22c. In der Richtung  $a-b$  senkrecht zur Tafelebene gelegter Schnitt durch Fig. 22.  $^{900}/_1$ .

Fig. 23. Aus 11 Serienschnitten konstruiertes zwölfzelliges Stadium. Die ersten beiden Makromerenpaare haben sich geteilt. Aus dem Mikromer  $mi_1$  (Fig. 21) sind entstanden die Zellen 1b und 1b' (letztere nicht zu sehen), aus  $mi_2$  (Fig. 21) die Zellen 1a und 1a'. Aus  $mi_3$  haben sich gebildet 2b und 2b' und aus  $mi_4$  die Zellen 2a und 2a'.  $^{600}/_1$ .

Fig. 23a. Schief zur Tafelebene gelegter Längsschnitt durch Fig. 23.  $^{600}/_1$ .

Fig. 23b. Schnitt aus derselben Serie, der das Makromer, das Mikromer 3a (oder 3b) und die letzte Furchungskugel trifft.  $^{600}/_1$ .

Fig. 24. Aus 10 Serienschnitten konstruiertes dreizehnzelliges Stadium.  $^{600}/_1$ .

Fig. 24a. Längsschnitt durch das 13-zellige Stadium. Das Makromer zeigt sich in Teilung begriffen. Es ist eine Furchungshöhle  $fh$  entstanden.  $^{900}/_1$ .

Fig. 25. Aus 10 Serienschnitten konstruiertes sechzehn-zelliges Stadium.  $^{600}/_1$ .

Fig. 25a, b, c. Drei aufeinanderfolgende Serien-(Längs-)Schnitte durch Fig. 25. Schnittrichtung schief zur Tafelebene.  $^{600}/_1$ .

Fig. 26. Halbschematische Darstellung desjenigen Entwicklungsstadiums, wo das Makromer zum letztenmal ein Mikromer gebildet hat. Der Schnitt ist nach Präparaten gezeichnet, die hintere Wand der Furchungshöhle rekonstruiert.  $^{600}/_1$ .

Fig. 27a—e. Fünf aufeinanderfolgende Schnitte einer Serie durch die Stufe der Mesodermbildung. Die Schnittrichtung liegt parallel zur Medianlinie. Fig. 27a ist der dritte Schnitt der Serie.  $um_1$  ist eine Urmesodermzelle.  $^{900}/_1$ .

Fig. 28. Längsschnitt durch die Blase, welche die Stufe der Mesodermbildung zeigt. Es ist die halbschematische körperliche Darstellung der Serienschnitte Fig. 27a—e. Die Schnittrichtung steht senkrecht zur Medianlinie. c.  $^{600}/_1$ .

Fig. 29. Senkrecht zur Medianlinie in der Richtung  $a-b$  (Fig. 27b) gelegter Schnitt durch ein etwas vorgeschrittenes Stadium. Beide

Mesodermzellen sind gebildet ( $um_1$  und  $um_2$ ).  $ma_1$  und  $ma_2$  sind die beiden Urentodermzellen. 900/1.

Fig. 30a—d. Vier aufeinanderfolgende Schnitte durch das Stadium der Entodermbildung. Die Schnittrichtung liegt parallel der Medianlinie. 900/1.

Fig. 31. Dieselbe Stufe in körperlichem Bild, schematisch. o. 900/1.

Fig. 32. Medianschnitt durch eine Gastrula.  $Rb$  = „Kopfblase“.  $s$  = Zellen, die nachträglich zur Bildung der Schalendrüse einsinken.  $z$  = Zelle, die sich aus dem Verband mit den übrigen Ektodermzellen zu lösen scheint, um in die Höhlung hinein zu gelangen. 900/1.

Fig. 33. In der Richtung a—b (Fig. 32) senkrecht zur Medianlinie gelegener Schnitt durch ein etwas vorgerückteres Stadium der Gastrula. Der Blastoporus beginnt sich längs der Medianlinie zu schließen. 900/1.

# Das Chloragogen von *Ophelia radiata*.

Eine morphologisch-physiologische Studie.

Von

Dr. phil. Th. Schaeppi.

Aus dem zoologischen Institut in Jena.

Mit Tafel XVI—XIX.

---

## Einleitung.

Anlaßlich einer Untersuchung an *Ophelia radiata* stieß ich auf eigentümliche in der Leibeshflüssigkeit schwimmende Stäbchen, welche in ihrer Farbe an das Chloragogen der übrigen Anneliden mich erinnerten und deren Genese mir in der That zeigte, daß sie aus Chloragogenkörnern gebildet werden. Da nun *Ophelia* auch in andern Organen Chloragogen aufwies, so entschloß ich mich, einmal das morphologische Verhalten der verschiedenen Chloragogenkörner und Konkretionen in ihren Beziehungen zu einander zu ermitteln, sodann aber auch den Versuch zu machen, die physiologische Bedeutung des Chloragogens zu erschließen.

Das vortrefflich konservierte Material, welches ich bei meinen Untersuchungen benutzen konnte, wurde mir in liebenswürdiger Weise von Herrn Prof. KÜKENTHAL überlassen und ich ergreife gerne die Gelegenheit, auch an dieser Stelle Herrn Prof. KÜKENTHAL sowohl hierfür, als auch für die mannigfache Unterstützung und die zahlreichen Ratschläge, die er mir während meiner Untersuchungen stets zu teil werden ließ, meinen wärmsten und aufrichtigsten Dank auszusprechen. Auch Herrn Prof. Dr. NEUMEISTER sage ich hiermit für die Benutzung seines Laboratoriums sowohl als auch für die freundliche Anleitung, die er mir bei einem Teile meiner chemischen Untersuchungen in zuvorkommender Weise gegeben hat, meinen herzlichsten Dank.

## A. Morphologischer Teil.

### I. Lymphzellen.

Untersucht man die Leibesflüssigkeit von *Ophelia radiata* unter dem Mikroskop, so kann man auf den ersten Blick zwei Zellarten unterscheiden, teils einfache kleinere, teils aber auch größere, mit eigentümlich stäbchenförmigen Konkretionen erfüllte Zellen. Die erste und eingehendere Beschreibung dieser Lymphzellen stammt von CLAPARÈDE (Annélides Chétopodes du Golfe de Naples, pag. 287) her. Wir citieren hier seine diesbezüglichen Angaben: „Le liquide de la cavité périsvécérale offre des caractères fort remarquables. Il tient en suspension des corpuscules de deux espèces. Les uns sont des disques circulaires mesurant en diamètre 11—28 micr. dont tout le pourtour donne naissance à des prolongements filiformes, quelquefois bifurqués ou trifurqués. Soit le disque soit les prolongements sont très-granuleuses. Au premier abord on croit avoir sous les yeux des milliers d'Actinophrys, mais c'est en vain qu'on croirait surprendre le moindre mouvement dans les prolongements pseudopodiques. D'ailleurs la constance de ces éléments exclut l'idée d'un parasitisme. Beaucoup de disques renferment une ou deux vésicules claires, peu distinctes, mais d'autres ne présentent rien de semblable et aucun réactif n'a pu me révéler l'existence d'un nucleus dans ces singuliers organites. (Tel est du moins le résultat de mes observations sur l'individu frais. Sur d'autres conservés dans l'alcool je crois distinguer très-clairement un nucleus circulaire.) Les corpuscules de la seconde espèce ont une certaine ressemblance avec ceux de la première, mais ils sont incomparablement plus gros, leur processus plus larges, leur contenu est souvent rendu comme aréolaire par la présence d'un grand nombre de vésicules, mais ce, qui les caractérise avant tout, c'est la présence d'un corps dans leur intérieur. Ce corps, dont la couleur varie d'un brun clair à un noir intense, représente une sorte de baguette cylindrique rectiligne ou arquée, quelquefois sinueuse, dont les deux extrémités se renflent en massue comprimée ou en palette. On en trouve de toutes les longueurs, depuis 0,25 mm jusqu'à 0,03 mm. Les plus grandes sont toujours saillies par les deux extrémités hors du corpuscule de protoplasma, dans lequel ils se sont formés. Cependant ces extrémités ne sont jamais à nu, une mince couche de proto-

plasma les revêt toujours. Il est évident que ces corps accroissent par apposition à leurs extrémités. Les parties nouvellements formées sont toujours plus claires que les parties médianes de la baguette plus anciennes. La valeur physiologique de ces singuliers corps est très-problématique. Peut-être doit on y voir des substances excréationnelles. Leur apparence est celle de la chitine, mais leur insolubilité dans l'acide acétique et l'acide azotique étendus ou concentrés est complète." So weit CLAPARÈDE. Eine eingehendere Untersuchung dieser Verhältnisse ergibt nun folgende Resultate. Was zunächst die Größenverhältnisse der stäbchenfreien Lymphzellen anbetrifft, so müssen wir die von CLAPARÈDE angegebene untere Grenze bedeutend tiefer legen. Es giebt nämlich außer diesen größeren von CLAPARÈDE beschriebenen Zellen noch kleinere, oft kaum die Größe von  $2\ \mu$  erreichende Zellen. Auf den ersten Blick glaubt man es auf Grund dieses Größenunterschiedes mit zweierlei Zellarten zu thun zu haben, ein Gedanke, der um so näher liegt, als diese kleinsten Zellen einen viel lebhafter sich färbenden Kern haben und eine homogenere Struktur zeigen. Bei genauerer Beobachtung sieht man indessen, daß die Zellen deutlich flach linsenförmige Gestalt besitzen, daß an ihrer ganzen Peripherie feine pseudopodienartige Fortsätze entspringen und daß auch in ihrem Innern ein körniges Plasma enthalten ist, genau so wie bei der größeren Art, wenn auch diese Körnerstruktur noch nicht so ausgesprochen erscheint wie in den größeren Lymphzellen. Es ist nun auch leicht eine ununterbrochene Reihe von Übergangsformen von diesen kleinsten Lymphzellen zu den größeren zu finden, wodurch die Identität aller dieser morphologischen Elemente unwiderlegbar bewiesen wird. Je größer die Zellen sind, um so zahlreicher und länger werden ihre Pseudopodien, die sich, wie CLAPARÈDE ganz richtig bemerkt, oft zwei- oder dreifach spalten, und um so grobkörniger erscheint ihre Struktur. Unterwirft man nun aber diese letztere einer stärkeren Vergrößerung, so zeigt sich, daß dieselbe dadurch zustande kommt, daß das Plasma von einer Unzahl kleinster Vakuolen erfüllt ist, zwischen denen Plasmakörnchen angehäuft sind. Teils durch diese Körnchen, teils aber auch durch das erhöhte Lichtbrechungsvermögen der Vakuolen selbst wird die oben erwähnte grobkörnige Struktur vorgetäuscht (vergl. Fig. 1, 2 u. 3). Schon bei oberflächlicher Betrachtung erscheint das Plasma der Lymphzellen sowohl von der Fläche als auch von der Kante gesehen in seinen centralen Partien dunkler als in der Peripherie, ein Helligkeitsunterschied, der seinen Grund



in der bereits erwähnten Linsenform hat; indessen ist auch eine wirkliche Differenzierung des Plasmas mit aller Bestimmtheit vorhanden. Die gesamte Randzone der Lymphzellen wird nämlich von einem schmalen Saum homogenen hyalinen Plasmas eingenommen, welches frei von Vakuolen und Körnchen ist und überall in die pseudopodienartigen Fortsätze hineingeht. Nur in der Achse der Pseudopodien beobachtet man stets Plasmakörnchen, die, zu Reihen angeordnet, sich bis zum körnigen Endoplasma verfolgen lassen, so daß die schon von CLAPARÈDE oben betonte Ähnlichkeit dieser Zellen mit Actinophrysformen in der That eine ganz frappante ist. Diese Ähnlichkeit wird dadurch noch erhöht, daß außer den bereits erwähnten miliaren Vakuolen häufig auch große wasserhelle Vakuolen vorkommen, die hier sowohl wie auch in den Chloragogen führenden Lymphzellen stets an der Peripherie des Endoplasmas liegen (vergl. Fig. 2). Ein Kern ist in den Lymphzellen stets vorhanden, meist ist er im Centrum gelegen, seltener excentrisch und immer von rundlicher Form.

Wenden wir uns nun zu den von CLAPARÈDE oben beschriebenen Lymphzellen der „zweiten Art“, so fallen in der That vor allem jene eigentümlichen stäbchenförmigen Konkretionen auf, die in ihrem Innern liegen. Während ich bezüglich ihrer Färbung mit genanntem Autor übereinstimme, muß ich dagegen rücksichtlich ihrer Form betonen, daß ich niemals gestreckte Stäbchen gefunden habe; stets zeigten dieselben in der Mitte eine, wenn auch manchmal nur leise ausgesprochene Knickung, in deren Konkavität der Kern liegt. In den zentralen Partien erscheinen die Stäbchen als homogene Masse, an den helleren und meist verbreiteten Enden aber erkennt man leicht, daß dieselben aus kleineren Konkretionen zusammengesetzt sind. Verfolgt man nun die Peripherie der Stäbchen, so sieht man, daß sie nicht direkt vom Protoplasma umgeben sind, sondern in einer Vakuole liegen, die in den centralen Teilen dem Stäbchen eng anliegt, während sie dagegen nicht selten an einem oder an beiden Enden desselben sich deutlich abhebt (vergl. Fig. 23). Beobachten wir genauer diese Vakuolenenden und ihr Verhältnis zu den Enden der Stäbchen, so sehen wir, wie diese letzteren in Form und Farbe unmerklich in den Vakuolen aufgehen, so daß wir den von CLAPARÈDE oben aufgestellten Satz, daß die Stäbchen durch Apposition an ihren Enden wachsen, dahin erweitern können, daß diese Apposition durch Ausscheidung der Stäbchenmasse innerhalb einer Vakuole zustande kommt. Es liegt nun nahe, eine analoge Entstehungsweise wie für die Enden

der Stäbchen auch für die centralen Teile, also für deren Genese überhaupt anzunehmen, und in der That wird diese Annahme durch die Entwicklungsstadien der Stäbchen bestätigt, die hin und wieder beim Durchsuchen der Leibesflüssigkeit gefunden werden. Bevor wir indessen die Genese der Stäbchen beschreiben, müssen wir noch einen Blick werfen auf den übrigen Zellenleib dieser stäbchenführenden Lymphzellen. Wie CLAPARÈDE oben richtig bemerkt, sind diese Zellen fast stets um vieles größer als die einfachen Lymphzellen, indessen ist immerhin ihre Größe äußerst individuell; wir finden Stäbchenzellen, die jene kaum oder doch nur wenig übertreffen (vergl. Fig. 14 u. 18), während wiederum andere mit bloßem Auge sichtbar sind (s. o.). Was aber den Zellenleib vor allem charakterisiert, ist das Verhalten des Plasmas und der pseudopodienartigen Fortsätze. Auch hier finden wir ein körniges Endoplasma und ein hyalines Exoplasma, welches in die pseudopodialen Fortsätze hineingeht; während aber in den einfachen Lymphzellen das Exoplasma nur eine schmale Randzone bildet, ist es hier in breiter Schicht außerhalb des Endoplasmas vorhanden und zeichnet sich ferner auch dadurch aus, daß es teils größere, meist unregelmäßige, teils aber auch unzählige kleinste oder miliare Vakuolen enthält, wie wir sie oben bei den einfachen Lymphzellen getroffen haben. Bei genauerer Betrachtung sieht man auch Körnchen im Hyaloplasma eingelagert; indessen sind dieselben meist spärlich zerstreut und nur in den pseudopodialen Fortsätzen reichlicher angehäuft. Die letzteren sind an Zahl bedeutend vermehrt und charakterisieren sich außerdem, wie oben erwähnt, durch ihre Länge und Dicke; auch zeigen sie öfters die Neigung, sich an ihren Enden zu zerspalten. Das Endoplasma ist in den centralen Teilen der Zelle scharf getrennt vom Exoplasma, nur in denjenigen Partien, welche die Enden der Stäbchen überziehen, ist oft ein scharfer Gegensatz der beiden Plasmaformen nicht deutlich oder überhaupt nicht ausgesprochen. In seiner Struktur zeigt es ganz die gleichen Verhältnisse, wie wir sie bei den einfachen Lymphzellen bereits kennen gelernt haben; auch hier kommen neben den miliaren Vakuolen auch größere, an der Peripherie auftretende Vakuolen vor, auf deren Bedeutung wir später noch zurückkommen werden (vergl. Fig. 22). Da das Endoplasma nun stets das Stäbchen rings umgiebt, so resultiert daraus eine länglich-ovale Gestalt desselben, eine Gestalt, die auch der Zellkern stets einnimmt. Umgekehrt zeigt auch das Exoplasma eine bilaterale Anordnung, indem es sich nur in der dem centralen

Teil des Stäbchens gegenüberliegenden Peripherie ausbreitet, während es dagegen über den Enden der Stäbchen nur als schmaler Saum das Endoplasma umgiebt und niemals an dieser Stelle pseudopodiale Fortsätze treibt. Es resultiert daraus für diese Zellen eine amphitekte Grundform, welche im Gegensatze steht zu der radiären Gestalt der einfachen Lymphzellen.

Wenden wir uns nun zu der Frage von der Entstehungsweise jener charakteristischen Stäbchen, so wird uns dieselbe durch hin und wieder in der Leibeshöhlichkeit auftretende, eigentümliche Körner führende Zellen beantwortet, aus denen sich offenbar Stäbchenzellen entwickeln können und welche uns zugleich die Thatsache offenbaren, daß diese letzteren aus einfachen Lymphzellen sich herausgebildet haben. Es sind diese Körner ganz dieselben Gebilde, welche bei anderen Anneliden Chloragogenkörner benannt worden sind. Es fällt zunächst auf, daß die Entwicklungsstadien bezüglich ihrer Häufigkeit sich sehr verschieden verhielten in den verschiedenen zur Untersuchung herangezogenen Tieren, oft waren sie enorm selten, oft aber auch beinahe so zahlreich wie die ausgebildeten Stäbchenzellen. Da diese Schwankungen sowohl in geschlechtsreifen als auch in jüngeren Individuen zu beobachten sind, ein Einfluß des Alters also ausgeschlossen ist, müssen wir den Schluß ziehen, daß nur zu gewissen Zeiten die Bildung der Stäbchen erfolgt, was für das Verständnis ihres physiologischen Wertes von großer Wichtigkeit ist. Was nun, wie ich gleich vorwegnehmen will, die sämtlichen Entwicklungsstadien in typischer Weise charakterisiert, ist die Thatsache, daß das Chloragogen überall und immer ausnahmslos zuerst um den Kern und ebenso ausnahmslos stets in Vakuolen auftritt. Dieses letztere Verhalten kann uns keineswegs überraschen, ja es will uns sogar selbstverständlich erscheinen, nachdem wir oben gesehen haben, wie das Wachstum der Stäbchen an ihren Enden durch Abscheidung von Chloragogen innerhalb einer Vakuole erfolgt; die erst erwähnte Thatsache aber verdient in höchstem Grade unser Interesse, da sie uns wenigstens teilweise die ursächlichen Momente verrät, welche die Bildung der Stäbchen bedingen. Richten wir nun zuerst unsere Aufmerksamkeit auf das Chloragogen dieser Entwicklungsstadien, so zeigt uns Fig. 11 die Anfänge der Chloragogenabscheidung. Wir sehen hier, wie in unmittelbarer Nähe des Kerns, jedoch nur auf einer Seite desselben, mehrere kleinste Chloragogenkörnchen liegen, die alle von dicht anschließenden

Vakuolen umgeben sind; vergleichen wir die Größe dieser letzteren mit den oben erwähnten, das Endoplasma erfüllenden kleinsten Vakuolen, so sehen wir, daß ein Größenunterschied oft nicht zu bemerken ist und daß daher die erste Abscheidung dieser Konkretionen in Form von Körnchen innerhalb der miliaren Vakuolen vor sich geht. Stellen wir uns nun vor, daß diese Vakuolen und mit ihnen die Körnchen teilweise untereinander verschmelzen, so erklären sich dadurch die Entwicklungsstadien, wie sie in Fig. 4—7 u. 9 u. 13 dargestellt sind. Es ist ohne weiteres klar, daß die Stadien 4—7 so entstanden zu denken sind, daß die um den Kern ausgeschiedenen Körnchen in annähernd gleicher Anzahl sich miteinander verschmolzen haben, ein Verhalten, welches weitaus das häufigste ist und offenbar auch dem Stadium 13 zu Grunde liegt, welches sich von den besprochenen Stadien nur dadurch unterscheidet, daß hier die Körnchen in sehr breiter Schicht um den Kern abgelagert worden sind. Den entgegengesetzten Fall zeigt dagegen das Stadium 9; hier sind die Körnchen in ungleichem Verhältnis miteinander verschmolzen, so daß sich verschieden große Körner gebildet haben. Schon im Stadium 5 sehen wir, wie sekundär eine Verschmelzung der in der Drei- oder Vierzahl vorhanden gewesenen Körner entstanden ist; denken wir uns nun, daß alle um den Kern liegenden Chloragogenkörner verschmelzen und daß terminal neue Körnchenmasse sich anlegt, so wird uns dadurch die Entstehungsweise der Stäbchen in morphologischer Beziehung durchaus klar (vergl. Fig. 8, 10, 12).

Eine andere Frage ist, warum sich die Körnchen in so gesetzmäßiger Weise zu den Stäbchen zusammenlegen. Wir wollen im folgenden den Versuch machen, diese Frage zu beantworten. Es darf uns nicht wundern, daß das Chloragogen stets innerhalb von Vakuolen abgeschieden wird, denn dieser Ausscheidungsmodus steht keineswegs vereinzelt da, wissen wir doch, daß dieser Prozeß überall bei den Rhizopoden und Infusorien vorkommt. Warum aber erfolgt die Ausscheidung in unmittelbarer Nähe des Kernes? Wir werden im chemischen Teil unserer Arbeit sehen, daß das Chloragogen der Lymphzellen aus Stoffen besteht, die wir als Endprodukte der regressiven Metamorphose ansprechen müssen; wir wissen aber, daß zahlreiche Stoffe der regressiven Metamorphose, wie beispielsweise diejenigen der Xanthinreihe, durch Abspaltung aus den Nucleinen hervorgehen, und es liegt daher nahe, auch für die Chloragogenkörner der Lymphzellen eine

nucleogene Bildung anzunehmen. Es wird uns durch diese Annahme ohne weiteres verständlich, daß diese Chloragogenkörner, als Derivate des Nucleins, in unmittelbarer Nähe des Kerns zur Ausscheidung gelangen. Wenn aber unsere Annahme richtig ist, warum finden wir denn fast stets das Chloragogen nur auf einer Seite des Kerns abgelagert, während doch, wie ich vorausgreifend bemerken will, das als Guanin erkannte Chloragogen des Peritoneums sich allseitig um den Kern herum ausscheidet? Ich muß gestehen, daß ich einen Grund hierfür nicht auffinden konnte. Möglicherweise hängt dieses Verhalten mit der Struktur des Kernes zusammen, es ist mir indessen nicht gelungen, dieselbe genauer zu ermitteln, da an den konservierten Tieren die Kerne der Lymphzellen sehr schwer färbbar waren. Was aber für unsere Auffassung vor allem wichtig ist, ist die Thatsache, daß es auch wirklich Fälle giebt, wo die Chloragogenausscheidung ringförmig um den Kern herum erfolgt ist (vergl. Fig. 14—16) oder wo sie gleichfalls allseitig, aber nicht ununterbrochen vor sich gegangen ist (vergl. Fig. 17—19). Es ist nun im weiteren klar, daß die ausgeschiedenen Chloragogenmassen auf die Wände der Vakuolen einen Druck ausüben, diesem Druck wirkt aber derjenige der benachbarten Vakuolen entgegen und die Folge davon ist, daß die Vakuolenwände sich immer mehr verdünnen, bis sie endlich zum Platzen kommen und die Vakuolen mitsamt ihrem Inhalte zusammenfließen. Auf diese Weise erklärt sich das Zustandekommen der Stadien 4—7, 9 und 13. Ist es nun durch den Zusammenfluß aller oder einzelner Vakuolen zur Bildung größerer Vakuolen mit länglicher Form gekommen (vergl. Fig. 8, 10 und 12), so leuchtet wiederum aus mechanischen Prinzipien ein, daß diese Vakuolen nur an ihren gestreckten Enden einer Veränderung unterliegen und weiterhin zur Ablagerung von neuem Chloragogen Veranlassung geben werden. Es ist klar, daß in einer gestreckten Vakuole, wie wir sie beispielsweise in Fig. 10 vor Augen haben, die Spannung der Vakuolenwände an der Stelle der größten Krümmung, also an ihren Enden am größten ist, und daß infolge dessen das Plasma nach den Punkten vermindelter Spannung abfließen wird, d. h. nach der Mitte der Vakuolen zu. Die Vakuolenwand wird daher immer dünner werden, bis sie endlich platzt und die Folge davon ist, daß die dem Vakuolenende zunächst gelegenen miliaren Vakuolen, welche das Endoplasma erfüllen, mit der Chloragogenvakuole zusammenfließen. Dieser Prozeß geht aber ad infinitum weiter. Immer fließt das Plasma von den Enden der Vakuole

ab und immer werden neue Vakuolen den Enden einverleibt, so daß dadurch das Fortschreiten der Vakuole und damit auch die an die Vakuolen gebundene terminale Chloragogenabscheidung ohne weiteres verständlich wird.

Es bleibt uns nun noch übrig, das Verhalten des Zellleibes in dieser Entwicklungsreihe genauer zu betrachten. Wir haben bereits oben erwähnt, daß die Stäbchenzellen sich durch die Menge und Größe ihrer pseudopodialen Fortsätze auszeichnen und in der That sieht man schon in den ersten Entwicklungsstadien eine Vermehrung und Verlängerung derselben eintreten (vgl. Fig. 11 u. a.). Auch sehen wir, wie successive das Exoplasma an Mächtigkeit zunimmt und wie in demselben die oben beschriebenen miliaren Vakuolen und Plasmakörnchen auftreten. Hand in Hand mit der Ausscheidung des Chloragogens vollzieht sich aber auch eine Formveränderung des Endoplasmas, indem dasselbe eine länglich-ovale Gestalt annimmt. Vergleicht man die Form des Endoplasmas in den einzelnen Stadien miteinander, so drängt sich die Vermutung auf, daß dieselbe durch das ausgeschiedene Chloragogen beeinflusst werde. Wo nämlich die Chloragogenabscheidung in der ganzen Peripherie des Kernes stattgefunden hat, bleibt auch die ursprüngliche Gestalt des Plasmas bestehen (vgl. Fig. 25 und 26), während die Formveränderung überall da eintritt, wo das Chloragogen einseitig ausgeschieden wurde und auch in denjenigen Fällen doppelseitiger Ablagerung, die zu verschiedenen Zeiten (Fig. 17, 18 und 21) oder in verschiedenen Ebenen (Fig. 15 und 16) erfolgt ist.

Was aber vor allem an diesen Zellen auffallen muß, ist einerseits das häufige Vorkommen von großen Vakuolen an der Peripherie des Endoplasmas, die bald getrennt, bald teilweise zusammengefloßen sind, andererseits aber die Andeutung eines Abscheidungsprozesses innerhalb dieser Zellen und nach außen hin (vgl. Fig. 4, 23 und 24). Fragen wir uns nun nach dem Zustandekommen dieser Dinge, so hängen ohne Zweifel diese beiden Prozesse der Vakuolenbildung und der Plasmaabscheidung miteinander zusammen. Denken wir uns in Fig. 22 die Vakuolen in der Weise vermehrt, daß sie zusammenfließen und die daraus resultierende Vakuole platzt, so erhalten wir ohne weiteres die Verhältnisse, wie sie das Stadium 23 repräsentiert. In dieser Weise dürfte die Endoplasmaabspaltung in Stadium 4 und 23 durch Vakuolenbildung entstanden sein. Der Umstand, daß diese Vakuolenbildung gerade in den stäbchenführenden Zellen, sowie in den

Entwicklungsstadien hervortritt, während sie in den einfachen Lymphzellen nur selten beobachtet wird, legt die Vermutung nahe, daß sie mit der Abscheidung des Chloragogens in Zusammenhang steht, und daß diese letztere mithin mit einer Wasserabspaltung verknüpft ist. Warum freilich die Vakuolen gerade an der Peripherie des Endoplasmas auftreten, vermochte ich nicht zu eruieren. Was geschieht nun aber mit dem abgeschiedenen Endoplasma? Die Stadien 4 und 14 machen es mehr als wahrscheinlich, daß dieses Plasma einerseits Veranlassung giebt zu dem oben erwähnten Auftreten von Plasmakörnchen im Exoplasma, andererseits aber weist das Stadium 24 mit Sicherheit auch auf eine Abscheidung nach außen hin. Diese Plasmaabscheidung ist offenbar eine Degenerationerscheinung, die in ihrem Endziel den Zelltod bewirkt. Damit stimmt der Befund überein, daß hier und da Stäbchenzellen vorkommen, in denen weder ein Kern noch eine Differenzierung des Plasmas nachzuweisen ist.

Im Anschlusse an die Lymphzellen müssen wir nun noch eigentümlicher Zellen oder besser gesagt Zellhaufen gedenken, welche man hin und wieder in der Leibeshöhle flottieren sieht. Diese Zellhaufen sind bald von kugelförmiger, bald mehr ovaler Form und fallen schon durch ihre Farbe von den Lymphzellen auf. Sie erscheinen nämlich als schwärzliche Ballen, deren Färbung bei genauerer Beobachtung durch feine runde Körnchen zustande kommt, die oft in großer Anzahl die Zellen erfüllen. Da der Durchmesser dieser Zellhaufen denjenigen der Lymphzellen oft um das Dreifache übertrifft und ihre Durchsichtigkeit durch Körnchen vollständig aufgehoben ist, so gelingt es nicht, von außen her die morphologischen Verhältnisse der einzelnen Zellen zu erkennen. Wir werden indessen später diesen Zellhaufen wieder begegnen und ihre höchst interessanten Eigenschaften näher kennen lernen.

## II. Blutgefäßsystem.

CLAPARÈDE (l. c. pag. 291) giebt folgende Beschreibung vom Cirkulationssystem von *Ophelia*: „Les deux principaux troncs vasculaires, le vaisseau dorsal et le ventral sont tout deux accolés à l'intestin, le premier dans la région abdominale tout au moins. Au neuvième segment deux grosses anses contractiles, comme le vaisseau dorsal, se détachent de celui-ci et se dirigent obliquement en arrière sous un angle très-aigu, en embrassant le tube digestif,

pour aller se jeter dans le vaisseau ventral. La grande masse du sang poussée en avant par la systole du vaisseau dorsal s'engage dans ces deux anses et revient en arrière dans le vaisseau ventral. Une faible partie seulement du liquide sanguin s'engage plus en avant dans la partie antérieure du vaisseau dorsal, qui devient subitement d'une grande ténuité de même que la partie antérieure du vaisseau ventral. Le vaisseau dorsal continue sa marche en avant, traverse l'organe injecteur, passe dans la chambre céphalique et atteint le cerveau; de là le sang revient en arrière par deux troncs latéraux qui convergent l'un vers l'autre pour se réunir en arrière de la bouche et former le vaisseau ventral. Sur tout ce parcours le vaisseau dorsal et le vaisseau ventral sont mis en communication par une série d'anses. Le caractère le plus remarquable de cet appareil, c'est que tous ces vaisseaux, surtout le dorsal et les anses, sont munis de centaines d'appendices aveugles, contractiles, dont le jeu alternatif de systole et de diastole est fort curieux à observer. Ces appendices sont surtout nombreux dans l'intérieur de la chambre céphalique périsvécérale. En arrière de l'organe injecteur ils sont relativement rares. Au dernier segment thoracique est une paire de coécums sanguins se distinguant de tous les autres par leur grand diamètre.

Dans chaque segment de la région abdominale les vaisseaux ventral et dorsal sont réunis par une paire d'anses qui fournissent en même temps les vaisseaux branchiaux. Au moment d'entrer dans la branchie chacun de ces vaisseaux porte en riche pinceaux de coécums contractiles, nageant librement dans la cavité périsvécérale, coécums dont le jeu doit contribuer à activer la circulation branchiale. C'est la seule partie de tout ce singulier appareil contractile que M. DELLE CHIAJE paraisse avoir vu. Il signal en effet l'anse respiratoire avec un fiocchetto vascolare."

Eine eingehendere Untersuchung des Gefäßsystems von *Ophelia* führt indessen zu Resultaten, die in sehr wesentlichen Punkten von den Angaben CLAPARÈDE's abweichen. Schon bei einfacher Lupenvergrößerung des vom Rücken her aufgeschnittenen Tieres erkennt man, daß in der abdominalen Körperregion ein Rückengefäß im Sinne CLAPARÈDE's durchaus fehlt. Ein in dieser Region ausgeführter Querschnitt zeigt uns unter dem Mikroskop folgende Verhältnisse (vgl. Fig. 27): Rings um den Darm herum liegt ein voluminöser Blutsinus, welcher ventralwärts in weitem Umfange die Darmwand dermaßen einstülpt, daß das Darmlumen auf dem Querschnitte eine hufeisenförmige Figur repräsentiert. In



dieser Lage wird der Darm dadurch erhalten, daß er bald rechter-, bald linkerseits auf kleinere oder größere Strecken hin mit einem Bindegewebe zusammenhängt, welches, von der ventralen Sinuswand entspringend, in eigentümlichen unregelmäßigen Wülsten und Faltungen in den Sinus emporsteigt. Ein Blick auf Fig. 27 wird diese Verhältnisse leicht verständlich machen: Der Schnitt ist so getroffen, daß rechterseits die ventrale Einstülpung des Darmsinus, auf der entgegengesetzten Seite die Anheftung des Darmes sichtbar ist. Es liegt keinem Zweifel ob, daß dieser Perivisceralsinus dem Rückengefäß der übrigen Anneliden homolog ist; wir finden also für *Ophelia* dieselben Verhältnisse, wie sie VEJDOWSKY für die Enchytraeiden, HORST für die Chloraemiden und CLAPARÈDE für die Serpuliden, Ammochariden und andere beschrieben haben, bei denen gleichfalls ein Darmsinus an Stelle des Rückengefäßes auftritt.

Dem Darmsinus unmittelbar anliegend verläuft das Bauchgefäß. Sinus und Bauchgefäß sind nun jederseits in jedem Segmente durch eine Anastomose verbunden, welche, seitlich aus dem ersteren entspringend, in weitem Bogen auf die Ventralseite sich schlägt. Da, wo diese Anastomose längs des in die viscerele Leibeshöhle emporragenden Nephridialtrichters verläuft, giebt sie zu beiden Seiten dieses Trichters zwei Gefäße ab, eine Kiemenarterie und eine Kiemenvene. (Als viscerele Leibeshöhle bezeichne ich denjenigen Teil des Cöloms von *Ophelia*, welcher oberhalb jener Muskelbänder gelegen ist, die in jedem Segmente von der Bauchseite schräg nach oben und außen aufsteigend die Leibeshöhle in zwei Etagen teilen, eine geräumige obere, in welcher der Darm liegt, und zwei basale seitliche, in denen die Nephridialschläuche verlaufen. Im Gegensatze zu der visceralen Leibeshöhle nenne ich diese basalen Abschnitte nephridiale Leibeshöhlen.) Die Kiemenarterie, welche auf der Außenseite des Nephridialtrichters aus der Anastomose entspringt, begleitet das Nephridium kurze Zeit lang, biegt dann nach außen um und begiebt sich auf die dorsale Seite der Kieme. In ihrem Verlaufe längs des Segmentalorgans ist sie stets durch einen Zwischenraum von demselben getrennt. In der Spitze der Kieme geht die Kiemenarterie in die Kiemenvene über, welche, an der Basis der Kieme verlaufend, zum Nephridium hinzieht, sich auf dessen innere Seite schlägt und unmittelbar ihm anliegend zur Anastomose zurückkehrt. Da, wo die Kiemenvene das Segmentalorgan kreuzt, erweitert sie sich in einen kleinen Sinus, aus welchem ein blind

endendes Gefäß entspringt, das sich auf die innere Seite des Nephridialschlauches biegt und längs desselben in die nephridiale Leibeshöhle hinabsteigt. Wie CLAPARÈDE richtig bemerkt (l. c. pag. 287), sind Kiemenvene und Kiemenarterie, solange sie in der Kieme verlaufen, durch zahlreiche Queranastomosen verbunden, dagegen sind beide Gefäße in ihrem übrigen Verlaufe scharf von einander geschieden und ist nirgends eine Kommunikation zu beobachten. Beide Gefäße sind nun ferner auch dadurch ausgezeichnet, daß sie stellenweise eigentümliche, zu Büscheln gehäufte, blindsackartige Gefäßschläuche tragen; es sind dies die zum Teil schon von CLAPARÈDE beschriebenen (s. o.) und im Leben beobachteten „coecum contractiles“. Sie kommen indessen nicht nur an der von genanntem Autor angegebenen Stelle der Kiemenarterie vor, sondern finden sich auch an der Kiemenvene, einerseits nach ihrem Austritte aus der Kieme, andererseits an jenem blind endigenden Gefäßzweige, welcher mit dem Nephridialschlauche nach hinten zieht.

Stellen wir uns nun an der Hand der gegebenen Darstellung den Kiemenkreislauf vor, so strömt also das Blut im Darmsinus von hinten nach vorn fließend durch die Seitenanastomose und die Kiemenarterie in die Kieme, wobei die kontraktile Büschel die Blutbewegung in dieser Richtung unterstützen. In den Kiemen, vor allem in den Queranastomosen, wird das Blut oxydisch und durch die Kiemenvene zurückfließend wird es durch deren kontraktile Büschel teils direkt der Seitenanastomose und dem Bauchgefäße zugetrieben, teils in den blind endigenden Gefäßschlauch gepreßt, aus welchem es erst secundär durch die dort befindlichen Büschel dem Bauchgefäße zugetrieben wird. In der Seitenanastomose vermischt sich das oxydische Blut mit dem aus dem Darmsinus kommenden venösen Blute, so daß demnach dem Bauchgefäß gemischtes Blut zugeführt wird. Fig. 27 giebt die Verhältnisse des Kiemenkreislaufs schematisch wieder, indem der gesamte Kreislauf in eine Ebene projiziert ist; in Wirklichkeit hat man sich den Verlauf der Kiemenvene so zu denken, daß das dem Nephridium entlang ziehende Gefäß einen von vorn nach hinten schief absteigenden Verlauf hat, entsprechend dem Verlaufe des Nephridiums selbst, dessen Flimmertrichter in dem einen, dessen Mündung im nächstfolgenden Segmente liegt.

In dem vor den Kiemen gelegenen Körperteil nimmt der Darmsinus rasch an Mächtigkeit ab, die ventrale Einstülpung wird immer schmaler, während das in sie emporsteigende Bindegewebe

allmählich verschwindet, zugleich aber hebt sich das Bauchgefäß vom Darmsinus ab, indem es, durch zwei seitliche Ligamente an denselben angeheftet, einen schmalen, mit der Leibeshöhle kommunizierenden Raum zwischen sich und dem Darmsinus übrig läßt. Hand in Hand aber mit dem Schmälerwerden des Perivisceralsinus tritt in der ganzen Peripherie, vor allem aber ventralwärts, eine immer stärker werdende Faltenbildung des Darmes auf, die ihren Höhepunkt im Magen, jener schon äußerlich sichtbaren Erweiterung des Darmes erreicht, welche in Fig. 38 dargestellt ist. Wir werden indessen später sehen, daß diesem den Magen begleitenden Abschnitt des Darmsinus eine andere morphologische Bedeutung zukommt und bemerken hier nur noch, daß derselbe sich überall zwischen diese Faltungen hineinerstreckt, so daß also auch hier die gesamte Außenfläche des Darmes vom Perivisceralsinus bespült wird.

Da, wo der Darm vom Magen sich abgrenzt, erweitert sich der Perivisceralsinus dorsalwärts zum Herzen, einer sackartigen Ausstülpung, welche aus dem Darmsinus aufsteigend nach vorne umgeklappt ist und dem Magen lose aufsitzt (s. Fig. 37). Von oben gesehen bietet das Herz eine ungefähr birnförmige Gestalt dar, die Spitze nach vorn gerichtet. Die Basis des Herzens läuft in zwei den Darm umfassende Schenkel aus, die, auf dem Querschnitte gesehen, als seitliche Erweiterungen des Darmsinus sich repräsentieren; da wir sie in der Folge noch mehrmals erwähnen werden, wollen wir sie Herzschenkel nennen. Aus der Herzspitze entspringt ein Paar starker Gefäße, welche unter spitzem Winkel nach hinten sich wendend, den Darmtraktus umfassen und auf der Bauchseite zum Bauchgefäß zusammenfließen; es sind dies jene beiden von CLAPARÈDE oben beschriebenen „deux grosses anses contractiles“, deren pulsatorische Kontraktionen er an lebenden Tieren beobachtet hatte. Kurz bevor sich diese beiden Gefäße zum Bauchgefäß vereinigen, entspringt aus ihnen jederseits ein Büschel von drei blind endigenden Gefäßschläuchen, während ein viertes Paar solcher „coecum contractiles“ unmittelbar nach der Bildung des Bauchgefäßes seinen Ursprung nimmt. Wir sprechen hier von der Bildung des Bauchgefäßes, denn die Angabe CLAPARÈDE'S, daß sich das Bauchgefäß von der Vereinigungsstelle der „grosses anses contractiles“ weiter nach vorne hin fortsetze, ist entschieden nicht richtig. Wir finden nämlich in der Thorakalregion von *Ophelia* gerade die umgekehrten Verhältnisse vor, wie wir sie in der Kiemenregion kennen gelernt haben: Ein eigent-

liches Bauchgefäß ist hier nicht vorhanden, statt dessen finden wir einen ihm homologen Darmsinus, während das Rückengefäß als solches existiert und in freier Lage über dem Darm verläuft. Dieser thorakale Darmsinus geht lateral- und ventralwärts in den abdominalen Darmsinus über, ihre Übergangsstelle wird gebildet durch die oben beschriebenen Herzschenkel; nur dorsalwärts findet eine unvollkommene Trennung der beiden durch den später zu beschreibenden Herzkörper statt. Wir haben schon oben vorwegnehmend bemerkt, daß der den Magen begleitende Abschnitt des Darmsinus in charakteristischer Weise durch die Faltenbildung der Magenwände in seiner Form beeinträchtigt wird und fügen hier nur noch hinzu, daß dieser Faltungsprozeß im Ösophagus wieder abnimmt, wodurch der Darmsinus über demselben verhältnismäßig wieder voluminöser erscheint. Am vorderen Ende des Ösophagus endet auch der thorakale Darmsinus, mit andern Worten an der Stelle, wo der Darmtraktus die basale Muskelwand des von CLAPARÈDE benannten „Organ injecteur“ durchbricht. Wir bezeichnen dieses Organ um seiner morphologischen Bedeutung willen mit dem Namen „Dissepimentsack“.

Aus der Spitze des Herzens entspringend verläuft das Rückengefäß, frei über dem Darm liegend, nach vorn, um sich etwa im hintern Drittel des eben erwähnten Dissepimentsackes in diesen einzubohren. Dort angekommen, löst es sich in ein Netz von kleinen Gefäßen auf, die an der Decke dieses Organs zwischen den Muskeln verlaufen und sich bald wieder zu einem einheitlichen Gefäße vereinigen, welches bis in die Sinnesspitze nach vorn verläuft und auf seinem ganzen Wege von zahlreichen blind endigenden Gefäßschläuchen begleitet ist. In der Sinnesspitze geht das Rückengefäß in zwei Gefäße über, die unter spitzem Winkel divergierend nach hinten ziehen und sich nach kurzem Verlaufe in zwei Äste spalten, welche beide in das Innere des Dissepimentsackes sich begeben. Wie CLAPARÈDE richtig beschreibt, besteht dieser letztere aus zwei ineinander geschachtelten, muskulösen Blindsäcken, die durch eine Reihe von Dissepimenten aneinander geheftet sind. Verfolgen wir nun den Verlauf der eben genannten Gefäßzweige, so beobachten wir, daß das eine Paar sich in den innern, das andere sich zwischen inneren und äußeren Sack begiebt (vgl. Fig. 37 und 38). Am Grunde dieser Säcke angekommen, lösen sie sich in ein Gefäßnetz auf, aus welchem wiederum ein starkes einheitliches Gefäß hervorgeht, das den Boden des Dissepimentsackes durchbrechend, sich rasch in zwei

ansehnliche Gefäßzweige spaltet, die eine kurze Zeit lang frei unter dem Ösophagus verlaufen, um sich dann in einem hufeisenförmigen Bogen vereinigt in den Darmsinus zu ergießen (vgl. Fig. 38 und 39). Noch haben wir nachzuholen, daß die von der Sinnesspitze zurücklaufenden Gefäße vor ihrer Teilung durch eine hinter dem Munde hinziehende Anastomose verbunden sind, ein Umstand, welcher wahrscheinlich CLAPAREDE zu der Annahme verleitet hat, daß die genannten Gefäße sich hinter dem Munde zum Bauchgefäß vereinigen würden.

In gleicher Weise wie das Ende des Rückengefäßes sind auch die rückläufigen Gefäße sowohl vor als auch nach ihrer Teilung von einer großen Anzahl von kontraktiven Blindsäcken begleitet. (Der Deutlichkeit halber sind diese blinden Gefäßschläuche auf Fig. 37—38 weggelassen worden.)

Der Umstand, daß sowohl das Rückengefäß als auch die rückläufigen ventralen Gefäßzweige nicht ununterbrochen den Dissepimentsack durchziehen, sondern sich im Grunde desselben in ein Gefäßnetz auflösen, ist unseres Erachtens von großer Wichtigkeit. Wenn wir nämlich an die Funktion dieses eigentümlichen Organes denken, die, wie CLAPAREDE am lebenden Tiere beobachten konnte, darin besteht, sich zeitweise zu kontrahieren, um dadurch dem vordersten Kopfabschnitte die zum Bohren nötige Steifheit zu geben, so verstehen wir ohne weiteres, daß durch diese Kontraktionen ein ununterbrochen durch das Organ verlaufendes Gefäß in hohem Grade der Gefahr ausgesetzt wäre, zerrissen zu werden, während dagegen durch die Auflösung in ein Gefäßnetz dieser Eventualität zweckmäßig vorgebeugt ist. Ich will übrigens nicht unerwähnt lassen, daß das Rückengefäß vor seinem Eintritt in den Dissepimentsack stets einen schlängelnden Verlauf hat, so daß ihm also bei der Kontraktion des letzteren die Möglichkeit gegeben ist, sich zu strecken. Freilich sind die angeführten Verhältnisse nicht konstant, insofern ich einmal das Rückengefäß in ununterbrochenem Verlauf das Organ durchziehen sah; indessen zeigte sich gerade in diesem Falle deutlich eine auffallende Schlängelung dieses Gefäßes, die sich auf dessen ganzen Verlauf hin erstreckte.

Wie in der Kiemenregion Darmsinus und Bauchgefäß anastomotisch miteinander verbunden sind, finden sich auch im vorderen Körperabschnitte mehrfache Anastomosen zwischen Rückengefäß und Darmsinus; freilich sind dieselben in ihrer Zahl stark reduziert und treten daher nicht in jedem Segmente auf. Eine erste Anasto-

mose zweigt sich jederseits unmittelbar nach dem Ursprunge des Rückengefäßes aus dem Herzen von dem ersteren ab und mündet, den Darm in einer weiten Schlinge umfassend, ventral in den Perivisceralsinus ein. Sowohl diese wie auch die gleich zu besprechenden beiden folgenden Anastomosen sind durch zahlreiche, zu je einem Büschel vereinigte, blind endigende Gefäßschläuche ausgezeichnet (vergl. Fig. 37 u. 38). Eine zweite Anastomose giebt das Rückengefäß in der Mitte zwischen seinem Ursprunge und der Stelle ab, wo es den Dissepimentsack durchbohrt, und eine dritte unmittelbar vor dem Eintritt in das genannte Organ; beide schlingen sich gleichfalls in weitem Bogen um den Oesophagus herum, münden aber nicht direkt in den Perivisceralsinus, sondern in jene beiden oben erwähnten, frei unter dem Darne liegenden Gefäßschenkel, welche durch den Zusammentritt der von der Sinnesspitze zurückführenden Gefäße entstanden sind. Aus der vorderen von diesen beiden letztgenannten Anastomosen entspringt rechterseits ein unpaares Gefäß, welches, längs des Dissepimentsackes nach der Bauchseite ziehend, in den Boden dieses Organes eintritt und sich in jenem Gefäßnetz auflöst, das von den rückläufigen Gefäßen gebildet wird (s. o.). Wir müssen demnach auch dieses Gefäß als eine Rücken- und Bauchgefäß verbindende Anastomose auffassen, die indessen nur einseitig ausgebildet ist. Es hängt diese einseitige Ausbildung offenbar damit zusammen, daß auch der Dissepimentsack asymmetrisch gebaut ist, insofern er linkerseits durch stärkere Muskelbündel an die ventrale Körperwandung angeheftet erscheint. Endlich müssen wir noch einer letzten Anastomose des Rückengefäßes mit dem Darmsinus gedenken, welche aus jenem an der Stelle entspringt, wo es sich innerhalb des Dissepimentsackes in das Gefäßnetz auflöst, einer Anastomose, welche von ihrem Ursprunge an im inneren Sack des genannten Organes zur Bauchseite hinabzieht und in das vordere Ende des Perivisceralsinus einmündet.

Entwerfen wir uns nun an der Hand der gegebenen Darstellung ein Bild von dem Blutkreislauf im vorderen Körperabschnitte von *Ophelia*, so erhalten wir folgendes Schema: Aus dem Rückensinus fließt das Blut durch die rings den Darm umfassenden Herzschenkel ins Herz, um von hier aus nach zwei Richtungen abzufließen. Der größere Teil des Blutes strömt durch die beiden kontraktilen Seitengefäße dem Bauchgefäß zu, der kleinere Teil dagegen fließt durch das Rückengefäß nach vorn bis zur Sinnesspitze, kehrt durch die rückläufigen ventralen Gefäße

nach hinten zurück, um sodann durch die frei unter dem Oesophagus liegenden Gefäßschenkel dem Darmsinus zuzuströmen. Im Darmsinus fließt hier das Blut von vorn nach hinten bis zu der Stelle, wo aus ihm die Herzschenkel aufsteigen. In diesen Herzschenkeln trifft also das von der Thorakalregion kommende Blut mit dem von hinten nach vorn strömenden Blute der Kiemenregion zusammen, um sodann gemeinschaftlich mit ihm durch die Kontraktion der Herzschenkel dem Herzen zugeführt zu werden. Die beiden Herzschenkel sind zweifelsohne identisch mit jenen von CLAPARÈDE oben erwähnten „coecum sanguinis“, die im letzten Brustsegment liegen und sich durch ihre auffallende Dicke vor allen anderen auszeichnen sollen (l. c. p. 282). Zu dieser Annahme zwingt mich einerseits die Thatsache, daß dergleichen auffallend dicke Gefäßschläuche in diesem Segmente gar nicht vorkommen, andererseits aber der Umstand, daß, von außen gesehen, die Herzschenkel durchaus als selbständige, blind endigende Gefäße imponieren können, so daß also ein Irrtum sehr leicht möglich war, zumal CLAPARÈDE es unterlassen hat, Schnittserien anzufertigen.

Auf den ersten Blick möchte es hier erscheinen, daß wir es im vorderen Körperabschnitt von *Ophelia* mit einem in sich geschlossenen Kreislauf zu thun hätten, denn wir sind ja in unserer Darstellung vom Herzen ausgegangen und wieder zum Herzen zurückgekehrt, ohne den Kiemenkreislauf berührt zu haben. Indessen haben wir schon oben betont, daß die große Hauptmasse des Herzblutes durch die Seitengefäße dem Bauchgefäß zufließt und nur ein relativ geringer Teil den Weg durch das Rückengefäß nach vorn nimmt; es wird also immer nur ein kleiner Bruchteil des Blutes, welches das Rückengefäß und den thorakalen Darmsinus passiert hat, wiederum dieselbe Cirkulation einschlagen, da dieses Blut in den Herzschenkeln mit dem Blute des abdominalen Darmsinus gemischt worden war.

Nicht so einfach wie die morphologischen Verhältnisse sind die physiologischen Beziehungen im Kreislauf dieses vorderen Körperabschnittes. Da in dieser ganzen Region Kiemen fehlen und dementsprechend auch das Bauchgefäß, welches durch die Kiemenvenen arterielles Blut zugeführt erhält, hier gar nicht als solches vorhanden ist, so müßte man daraus schließen, daß diese Region überhaupt nur von venösem Blut durchströmt würde. Ich glaube indessen nicht, daß dem so ist. Wir haben bereits oben

erwähnt, daß der ganze Vorderdarm, sowohl der Ösophagus als auch vor allem der hinter ihm liegende Magen, durch einen exquisiten Faltenreichtum ausgezeichnet ist, und daß der Darmsinus überall zwischen die Faltungen sich hineinerstreckt. Es ist nun bekannt, daß gerade bei schlambewohnenden Würmern die Darmatmung ein wesentliches Subsidiurn der Hautatmung und Kiemenatmung (oder spezialisierten Hautatmung) ist (vgl. BUNGE, Zeitschr. für phys. Chemie, Bd. XII, XIV), und ich bin überzeugt, daß gerade bei *Ophelia*, wo durch diesen Faltungsprozeß das ganze Darm-lumen über eine große Strecke hin auf ein Labyrinth von engen Spalten zusammengedrängt ist, dieser Faktor nicht außer Acht gelassen werden darf. Wir müssen daher mit Bestimmtheit annehmen, daß das im thorakalen Darmsinus fließende Blut in den Darmfalten eine Oxydation erfährt, daß also demnach dieser Darmsinus nicht nur das morphologische, sondern auch physiologische Homologon des Bauchgefäßes ist. An Stelle des arteriellen Bauchgefäßes ist ein arterieller Darmsinus getreten. Es ist offenbar, daß die Oxydation des Blutes im Darmsinus nicht in dem Maße sich vollziehen wird wie in den Kiemen, daß daher dieses Blut geringere Arteriellität aufweisen wird als das Kiemenvenenblut; andererseits aber übertrifft sein Sauerstoffgehalt ohne Zweifel denjenigen des Bauchgefäßes, da dieses durch die Anastomosen stets venöses Blut aus dem Abdominalsinus erhält, während dem thorakalen Sinus nur gemischtes Blut durch die Anastomosen zugeführt wird, gemischtes Blut, welches den gemischten Charakter eben dadurch erhalten hat, daß das venöse Blut des Abdominalsinus sich mit dem oxydischen Blute des Thorakalsinus in den Herzschenkeln vereinigt hat. Fassen wir diese Thatsachen kurz zusammen, so haben wir also venöses Blut im Abdominalsinus, rein oxydisches Blut in der Kiemenvene, gemischtes Blut im Herzen, sowie in Bauch- und Rückengefäß, und gemischtes Blut mit oxydischem Charakter im thorakalen Darmsinus (vergl. Fig. 39). Es liegt auf der Hand, daß der Abdominalsinus, streng genommen, auch nicht venöses, sondern gemischtes Blut mit vorwiegend venösem Charakter enthält, denn das Bauchgefäß geht ja, wie wir noch nachholen müssen, im letzten Segmente in den Darmsinus über; indessen wird diese einmalige Zufuhr von gemischtem Blute auf die Venosität des Darmsinusblutes nur wenig Einfluß haben, und dürfen wir daher diesen Faktor in einem Schema vernachlässigen.



### III. Herzkörper.

Im Anschlusse an das Cirkulationssystem müssen wir eines eigentümlichen Organes gedenken, welches sowohl seiner Lage nach als auch funktionell in engster Beziehung mit demselben steht. Es liegt dieses Organ an der Stelle, wo der Perivisceralsinus zum Herzen sich erweitert, indem es, hinten mit dem Darne zusammenhängend, von diesem schräg zum Herzen aufsteigt, um sich an dessen Ventralseite bis weit nach vorn hin zu erstrecken (vergl. Fig. 34 u. 39). Seine äußere Form ist durchaus wechselnd, ein Umstand, der, wie wir später sehen werden, seinen Grund in dem jeweiligen Kontraktionszustande des Herzens hat; im übrigen dürfte eine Vergleichung der Fig. 34, 35 und 36 am ehesten dazu angethan sein, eine richtige Vorstellung von der Gestalt dieses Organes sich zu bilden. Auf dem Querschnitt, den die Fig. 35 wiedergiebt, sehen wir, wie das hier etwas abgeflachte Organ zu beiden Seiten in ein schmales Ligament übergeht, welches, nach außen ziehend, sich an die Außenfläche des Darmes anheftet. Zwischen Organ und Ligament einerseits und dem Darne andererseits liegt ein Blutsinus, der, wie uns ein Blick auf den Längsschnitt der Fig. 34 lehrt, nichts weiter als die Fortsetzung des thorakalen Darmsinus ist. Je weiter wir uns auf Querschnitten dem Ursprunge des Organs nähern, um so seichter wird dieser Blutsinus, aber auch das Organ selbst nimmt nach unten zu in dorsoventraler Richtung immer mehr ab, während dagegen seine Breite auf Kosten der Ligamente zunimmt. An der Ursprungsstelle selbst liegt das Organ dem Darne fast unmittelbar an, indem der trennende Sinus auf eine ganz enge Spalte reduziert ist, ja öfters ist sogar ein direkter Zusammenhang des Organs mit dem Darne wenigstens in den seitlichen Partien zu beobachten; niemals aber ist das Organ in seiner ganzen Breite mit dem Darne verwachsen, so daß also stets eine Kommunikation des thorakalen Darmsinus mit dem hinter dem Organ und den Ligamenten aufsteigenden Abdominalsinus ermöglicht ist. Verfolgen wir die Form des Organs von dem oben erwähnten Querschnitte aus weiter nach dem Herzen zu, so beobachten wir eine fortwährende Verschmälerung in transversaler Richtung, während dagegen in dorsoventraler Richtung eine Zunahme zu erkennen ist, die ihren Höhepunkt an der Stelle erreicht, wo sich das Organ an die ventrale Herzwand anheftet; von hier aus nimmt dasselbe

auch in sagittaler Richtung wiederum ab bis zu seinem vorderen Ende, welches meist abgerundet, seltener zugespitzt, etwa in der Höhe des vorderen Drittels des Herzens liegt (vergl. Fig. 34 u. 39). Ein wesentlich anderes Bild erhalten wir nun aber, wenn wir bei einem anderen Tiere die Formverhältnisse dieses sonderbaren Organs untersuchen. Fig. 36 giebt uns wiederum einen Querschnitt des Organs, der indessen höher angelegt ist, etwa in der Mitte des Organs. Wir sehen hier, wie dasselbe als runder Strang weit in das Lumen des Herzens hineinragt und nur mit schmaler Basis der Herzwand aufsitzt, und wir erhalten den Eindruck, als ob der sagittale Durchmesser auf Kosten des transversalen zugenommen hätte. Diese Formveränderung zeigt sich überall da, wo das Organ der Herzwand angeheftet ist, am ausgesprochensten tritt sie aber an der Stelle zu Tage, wo dasselbe auf die Herzwand übergeht.

Schon bei äußerer Betrachtung dieses eigentümlichen Organes, die durch einfache Eröffnung des Herzens ermöglicht wird, erhält man den Eindruck, daß es sich um ein fibröses Gebilde handle. Es bietet den Anblick eines bald flachen, bald hochgewölbten Stranges dar, der bei ungefärbten Tieren durch seine weißliche oder bläulichweiße Farbe von der Umgebung sich abhebt. Die histologische Untersuchung ergibt folgendes: Ein Längsschnitt durch das Organ zeigt uns dasselbe als aus einer homogenen Grundsubstanz bestehend, in welcher regellos Bindegewebszellen eingestreut sind. Von Zeit zu Zeit finden sich unregelmäßige Spalten in diesem Grundgewebe, die namentlich in der Achse des Organs zu größeren Spalträumen zusammenfließen, welche einerseits auf der Ventralseite mit dem thorakalen Darmsinus kommunizieren (vergl. Fig. 34), andererseits aber auch am vorderen Ende des Organes mit dem Herzlumen in Verbindung stehen. Auf dem Querschnitte tritt die bindegewebige Natur des Organes noch deutlicher hervor. Wir sehen hier, wie die Grundsubstanz von einem feinen Netzwerk von Bindegewebsfasern durchzogen ist, in welches die oben erwähnten Bindegewebszellen eingebettet sind. Auch hier sind die Spalträume leicht zu erkennen, und auf Fig. 35 und 36 sehen wir, wie dieselben zu einer einheitlichen centralen Lakune zusammengeflossen sind, in welcher zahlreiche Blutzellen teils frei, teils in Haufen aneinander gekittet liegen. Auf den ersten Blick sieht man, daß diese Zellen zweierlei Natur sind. Neben Blutkörperchen mit deutlich sichtbarem Kern beobachtet man Zellen mit eigentümlich grünlich pigmentierten Körnern,

neben welchen ein Kern nicht immer scharf zu unterscheiden ist. In der Farbe weichen diese Pigmentkörner entschieden ab von dem Chloragogen sowohl der Lymphzellen als auch des Peritoneums (s. u.), indem sie niemals einen bräunlichen oder dunkelgelben Ton annehmen; dagegen zeigen sie in ihrem chemischen Verhalten, wie ich vorwegnehmend bemerken will, wenigstens insofern eine Ähnlichkeit mit den letzteren, als sie sowohl gegen Säuren als auch Alkalien widerstandsfähig sind. Harnsäure- und Guaninreaktion fielen entschieden negativ aus (s. u.). Untersucht man die Blutgefäße auf diese beiden Blutzellarten hin, so findet man, daß die Körnerzellen an Zahl bedeutend hinter den anderen zurücktreten, daß sie nur ganz zerstreut im abdominalen Körperteile vorkommen, während sie dagegen häufiger und oft zu Haufen vereinigt im thorakalen Darmsinus sich vorfinden.

Welches ist nun die physiologische Bedeutung dieses sonderbaren Organs? Es unterliegt keinem Zweifel, daß dasselbe identisch ist mit dem von BUCHHOLZ und VEJDOWSKY (VEJDOWSKY, Monograph. d. Enchyträid., p. 33) bei Enchyträiden vorgefundenen „drüsenartigen Körper“, der gerade wie bei *Ophelia* an der Stelle, wo der Darmsinus ins Rückengefäß übergeht, von der Darmwand entspringt und nach vorn ins Rückengefäß aufsteigt. HORST und MICHAELSON haben dieses charakteristische Darmorgan der Enchyträiden homologisiert mit dem von SALENSKY bei *Terebella* beschriebenen „corps cardiaque“, sowie mit dem von KESSEL bei *Ctenodrilus* und von CLAPARÈDE bei Cirratuliden und Terebelliden erwähnten „pigmentierten Organ“; HORST hat sodann selbst ein bei Chlorämidon vorkommendes „drüsenartiges Organ“ beschrieben, das in seiner Lage zwischen Darmsinus und Herz demjenigen der Enchyträiden entspricht. Zu Gunsten der Homologisierung aller dieser Organe hat sich in der Folge auch H. EISIG ausgesprochen, welcher für dieselben den zusammenfassenden Namen „intravasale Chloragogendrüsen“ vorschlägt, indem er mit CLAPARÈDE und MICHAELSON annimmt, daß es sich um lymphatische Exkretionsorgane handle. Vergleichen wir nun die Struktur unseres Organs mit derjenigen der übrigen Herzkörper, soweit sie einer histologischen Untersuchung unterzogen worden sind, so finden wir zum Teil entschieden analoge Verhältnisse. Wir haben oben gesehen, daß der Herzkörper von *Ophelia* von zahlreichen Gefäßlakunen durchsetzt ist, welche eine Kommunikation des thorakalen Darmsinus mit dem Herzen vermitteln; in analoger Weise geben auch HORST und VEJDOWSKY an, daß die Herzkörper der Chlor-

ämiden und Enchyträiden von einem dichten Netz mäandrisch verschlungener Gefäße durchzogen seien, in denen das Blut aus dem Darmsinus zum Herzen fließt. Auch im übrigen Bau ist eine Übereinstimmung der Herzkörper der Chlorämiden mit demjenigen von *Ophelia* nicht zu verkennen. Wir haben oben betont, daß der letztere durchaus bindegewebiger Natur ist und daß von drüsigen Elementen nicht die Spur zu finden ist. HORST beschreibt nun den Herzkörper der Chlorämiden folgendermaßen: „Dieser eigentümliche Körper ist zusammengesetzt aus verschiedenen unregelmäßigen ineinander geschlungenen Strängen, die gewöhnlich einen ovalen Querschnitt haben und von mit braunen Körnchen erfüllten Zellen gebildet werden. Die Zusammensetzung aus Zellen ist aber nicht immer gut nachweisbar; bei einem jungen Exemplare von *Brada villosa* war in der Peripherie der Stränge die Zellgrenze ziemlich deutlich, der centrale Teil aber wurde gebildet von einer mit braunen Körnchen gefüllten Grundsubstanz, worin keine deutlichen Zellen nachzuweisen waren. Bei den erwachsenen Individuen zeigen die Stränge auf dem Querschnitt nur ein unregelmäßiges Netz von Fasern, in dessen Knotenpunkten deutliche Kerne liegen, während in der durchsichtigen Grundsubstanz der Maschen die braunen Körnchen zerstreut sind.“ Ich glaube nun nicht, daß HORST berechtigt ist, in diesem Falle von einem drüsigen Organ zu sprechen, da der Begriff Drüse stets ein Epithel voraussetzt, von einem solchen aber in seiner Beschreibung nichts zu finden ist. Der Umstand aber, daß bei jungen Exemplaren von *Brada* die Zusammensetzung des Organs aus Zellen relativ leicht nachweisbar ist, während bei erwachsenen Tieren diese Zellen in den Hintergrund treten und statt dessen ein Netz von Fasern die Grundsubstanz bildet, scheint mir mit wünschenswerter Sicherheit gerade auf die bindegewebige Natur dieses Organes hinzudeuten. Was indessen HORST bewog, den Herzkörper der Chlorämiden als Drüse anzusprechen, war der histologische Befund, der sich für den Herzkörper der Enchyträiden ergeben hatte. Er beschreibt hier (l. c. p. 35) schlauchförmige, von der Peripherie zum Centrum sich erstreckende, mit braunen Körnchen erfüllte Zellen, zwischen denen sich ein blasiges Bindegewebe ausbreitet, und führt die Struktur des Herzkörpers der Chlorämiden darauf zurück, daß die nach dem Centrum gerichteten Enden der Schlauchzellen sich einander genähert hätten, wodurch dann das bei *Brada villosa* oben beschriebene Bild entstände. Der Ansicht VĚJDOWSKY's folgend, betrachtet er nun den Herz-

körper als eine Ausstülpung des Darmrohres und die Schlauchzellen als modifizierte Drüsenzellen, die die Funktion von „Leberzellen“ übernommen haben. Ich muß dieser Anschauung entschieden entgegentreten. Es liegt zwar in der That auf der Hand, die Schlauchzellen als modifizierte Epithelzellen anzusehen, und dieser Gedanke liegt um so näher, als schon SALENSKY bei Terebellalarven nachgewiesen hat, daß der Herzkörper als eine Röhre mit schlitzförmigem Lumen und einer Wand mit großen cylindrischen Zellen sich anlegt, aber wir sind deshalb noch keineswegs berechtigt, diese Epithelzellen als Drüsenzellen, geschweige denn als Leberzellen anzusprechen, denn einerseits betont SALENSKY, daß das Organ schon in sehr frühen Larvenstadien auftrete — wir brauchen aber nur an die Chorda dorsalis zu erinnern, um zu zeigen, daß ein Organ mit bindegewebigem Charakter epithelialen Ursprungs sein kann — andererseits verlangt die Qualifikation epithelialer Zellen als „Leberzellen“ vor allem auch den physiologischen Nachweis.

Es ist nun für *Ophelia*, deren Herzkörper nicht einmal die morphologischen Bedingungen einer Drüse erfüllt, ein Leichtes, zu zeigen, daß auch im physiologischen Sinne von einer solchen nicht die Rede sein kann. Wie oben erwähnt, hat EISIG die Ansicht ausgesprochen, daß der Herzkörper der Anneliden eine blutreinigende Drüse sei, eine intravasale Chloragogendrüse, welche die Aufgabe hat, schädliche und unbrauchbare Stoffe aus dem Blute aufzunehmen, in gleicher Weise, wie dies die Chloragogenzellen außerhalb der Gefäße thun. Wir haben nun früher beschrieben, wie in den Spalträumen des Herzkörpers theils einfache, theils mit grünlich gefärbten Chloragogenkörnern erfüllte Zellen zerstreut liegen, und haben bereits oben vorwegnehmend bemerkt, daß diese Körner in ihrem chemischen Verhalten mit dem Chloragogen der Lymphzellen übereinstimmen. Da dieses letztere, wie wir später sehen werden, offenbar exkretorischer Natur ist, so liegt die Vermutung nahe, daß auch die Chloragogenkörner der Blutzellen Exkretionsprodukte sind, und wir müßten demnach, der Ansicht EISIG's folgend, fernerhin annehmen, daß sie durch den Herzkörper aus dem Blute ausgeschieden würden. Daß dies indessen nicht der Fall ist, erweisen folgende Erwägungen: 1) Würde eine Ausscheidung des Chloragogens aus dem Blute im Herzkörper stattfinden, so müßte man zweifelsohne die erwähnten Chloragogenzellen nur in denjenigen Blutgefäßen finden, deren Blut das Organ noch nicht passiert hat. Dies ist aber entschieden nicht der Fall, denn ich habe dieselben im Herzen und in allen Blut-

gefaßen angetroffen. 2) Die Chloragogenzellen müßten im gegebenen Falle an Zahl die einfachen Blutzellen im Herzkörper durchaus überwiegen, oder zum mindesten müßte das Zahlenverhältnis zwischen beiden zu Gunsten der ersteren gestiegen sein. Wir sehen indessen, daß auch im Innern des Herzkörpers dieses Verhältnis annähernd dasselbe bleibt. 3) Durch die fortwährende Ablagerung des Chloragogens müßte das Organ allmählich damit ganz angefüllt werden, falls keine Weiterbeförderung der Stoffe erfolgen würde. Ich habe aber ausgewachsene Tiere getroffen, in deren Herzkörper die Körnerzellen äußerst spärlich waren und das Organ selbst äußerlich gleichfalls keine Pigmentierung zeigte. Angenommen aber, daß eine Fortführung des Chloragogens stattfindet, so könnte dies nur in der Weise geschehen, daß durch Lymphzellen die Körner durch die Gefäßwand hindurch nach der Leibeshöhle und weiterhin nach den Nephridien transportiert würden. Es müßte aber in diesem Falle auch möglich sein, die Chloragogenkörner auch im Innern des Gewebes und an der Peripherie des Organs anzutreffen, was indessen nie zu beobachten ist. Stets habe ich die Körnerzellen nur in den Spalträumen und niemals im Innern des Gewebes gefunden.

Ich glaube durch die gegebenen Ausführungen zur Genüge dargethan zu haben, daß der Herzkörper seinem morphologischen wie physiologischen Verhalten nach weder eine Drüse ist noch sein kann; es fragt sich aber nach alledem, worin denn die Bedeutung dieses sonderbaren Organs liegt. Schon STEEN (Jen. Zeitschr., Bd. 16, p. 201), welcher ein analoges Organ bei *Terebellides* aufgefunden hat, vermutet, daß es dazu dienen möchte, „ein etwaiges Zurückströmen des Blutes, welches durch die Kontraktion der Kiemen veranlaßt werden könne, zu verhindern“. Unterzieht man nun die Lageverhältnisse des Herzkörpers von *Ophelia* einer eingehenderen Betrachtung, so findet man in der That, daß dieses Organ die Funktion einer Klappe haben muß. Vergewärtigen wir uns noch einmal rasch den Kreislauf in der vorderen Körperregion, so leuchtet sofort ein, wie diese Klappenfunktion zustande kommt. Wir haben oben gesehen, wie in den Herzschenkeln das venöse Blut des Abdominalsinus mit dem oxydischen Blute des Thorakalsinus zusammentrifft, um mit demselben vereint ins Herz zu strömen. Würden nun diese beiden Blutarten in der ganzen Peripherie des Darmes in entgegengesetzter Richtung aufeinander stoßen, so würden dadurch ohne Zweifel Stauungen entstehen. Durch den breit vom Darm aufsteigenden Herzkörper wird nun

bewirkt, daß das dorsal im abdominalen Darmsinus strömende Blut einem Zusammenstoß mit dem von vorn herkommenden Blute des Thorakalsinus ausweicht, indem es, über den Herzkörper weg schräg aufsteigend zum Herzen fließt. Diese schräg aufsteigende Strömung wird nun aber vom Rücken her auch den lateralwärts fließenden Blutmengen mitgeteilt werden, so daß dadurch die Hauptmasse des von hinten her strömenden Darmsinusblutes eine schief zum Herzen aufsteigende Richtung erhält, eine Richtung, die alsdann durch die Kontraktion der Herzschenkel unterstützt wird. Andererseits wird durch den Herzkörper das dorsal im Thorakalsinus zurückströmende Blut gezwungen, seitlich in die lateralen und ventralen Partien der Herzschenkel abzufließen, um aus diesen erst dem Herzen zuzuströmen; nur ein kleiner Bruchteil wird durch die Spaltenräume des Organs einen direkten Weg zum Herzen finden. Wir haben zwar oben gesehen, daß ein vollständiger Abschluß des Thorakal- und Abdominalsinus durch den Herzkörper auch dorsalwärts vom Darm nicht zustande kommt, indessen ist diese Kommunikation für die Hauptmasse des Blutes vollständig bedeutungslos. Ich bin nun aber überzeugt, daß der Herzkörper außerdem noch im eigentlichen Sinne des Wortes als Klappe funktioniert, indem er bei der Systole des Herzens ein Zurückfließen des Blutes in den Darmsinus verhindert. Wir haben bereits oben betont, daß die Gestalt des Herzkörpers wesentliche Veränderungen zeigt, indem derselbe bald als flaches Band der Gefäßwand breit anliegt, bald aber mit schmaler Basis ihr aufsitzend als voluminöser Körper ins Herzinnere hineinragt, und wir haben bereits diesen eigentümlichen Formwechsel mit dem jeweiligen Kontraktionszustande des Herzens in Zusammenhang gebracht. Stellen wir uns nämlich die Systole des Herzens vor, so wird durch die ringförmige Kontraktion desselben bewirkt, daß die Ansatzstelle des Herzkörpers bedeutend verschmälert wird; die Folge davon ist aber, daß der letztere im sagittalen Durchmesser sich ausdehnt, da ja sein Lumen durch die Kontraktion nicht verkleinert werden kann. Da nun der Herzkörper gerade da seine größte Cirkumferenz besitzt, wo er sich an die Herzwand begiebt, so ist es selbstverständlich, daß er bei der Systole auch hier am weitesten ins Herzinnere hineinragen wird, so daß durch ihn wenigstens ein teilweiser Abschluß nach dem Darmsinus ermöglicht ist. Indessen würde ohne Zweifel dieser Abschluß ein höchst mangelhafter sein, wenn nicht durch die Systole neben der Lumenverengung des Herzens eine Vo-

lumentzunahme des Herzkörpers stattfände. Eine derartige Volumenzunahme ist aber leicht verständlich, wenn wir uns die histologische Struktur des Herzkörpers vor Augen halten. Während der Diastole geht durch das Spaltennetz dieses Organs ein langsamer Blutstrom vom Thorakalsinus zum Herzen, bei der Systole aber wird umgekehrt ein Teil des Herzblutes mit großer Gewalt in dieses Lakunensystem hineingepreßt; da ein rascher Abfluß aus demselben nicht erfolgen kann, werden die Spalträume strotzend gefüllt, und die naturgemäße Folge ist, daß der Herzkörper in seinem ganzen Volumen anschwillt. An ein Zurückströmen des Blutes in den Thorakalsinus ist dagegen nicht zu denken, da offenbar der Blutdruck in den Maschen des Gewebes rasch abnimmt und denjenigen im Thorakalsinus nicht übersteigt.

Es ist klar, daß nur eine Beobachtung am lebenden Tiere die Existenz einer solchen Klappenfunktion beweisen kann, indessen glaube ich doch, daß die strukturellen Verhältnisse mich zu diesen Ausführungen berechtigen. Als sicher feststehend möchte ich den Satz hinstellen, daß der Herzkörper von *Ophelia* keine Drüse ist und daß er auf die Blutbewegung im vorderen Körperabschnitte einen richtenden Einfluß hat.

#### IV. Peritoneum.

Das Peritoneum von *Ophelia* bekleidet wie bei den übrigen Anneliden als einfache Zellschicht die ganze Leibeswand, den Pharynx und den thorakalen Darmabschnitt, resp. den ihn umgebenden Blutsinus. In denjenigen Partien aber, welche den abdominalen Teil des Darmtraktes sowie die Nephridien begleiten, zeigt das Peritoneum Verhältnisse, welche unser ganz besonderes Interesse beanspruchen. Schon bei makroskopischer Besichtigung des vom Rücken her geöffneten Tieres erkennt man, daß in der ganzen Abdominalregion der Darm von einer schwarzen Masse bedeckt ist, bei deren Entfernung erst der Darmsinus zu Tage tritt. Auf einem Querschnitt (vgl. Fig. 27 und 29) sehen wir, daß diese pigmentierte Masse nichts anderes ist als ein vielschichtiges, dicht mit Chloragogenkörnern erfülltes Peritonealbindegewebe, welches in zahlreichen und mannigfachen Wülsten und Falten sich in die Leibeshöhle erhebt. Dieses chloragogenhaltige Bindegewebe umgibt ringsum den Darmsinus mit Ausnahme der Stelle, wo



das Bauchgefäß dem Sinus anliegt. Hier nimmt es an Höhe rasch ab und überzieht als einschichtiges Peritoneum, welchem niemals Chloragogen eingelagert ist, die ventrale Fläche des Bauchgefäßes. Die histologische Untersuchung dieses Peritonealbindegewebes ergibt nun äußerst interessante Resultate. Fig. 29 stellt einen Querschnitt durch dasselbe dar. Es zeigt sich uns hier als ein großmaschiges Bindegewebe, in welches zahlreiche bald rundliche, bald mehr ovale Kerne eingestreut sind. Da, wo sich das Peritoneum in Falten erhebt, sind diese Kerne dichter gehäuft, und zugleich treten hier die Zellkonturen deutlicher hervor, während der netzartige bindegewebige Charakter mehr in den Hintergrund tritt. Sehr häufig kommt es vor, daß im Innern einer solchen Falte bindegewebige Intercellularsubstanz abgelagert ist, während die Peripherie aus dicht ineinander gedrängten, bald eine, bald mehrere Schichten bildenden Zellen besteht. Aber auch zwischen den Falten beobachtet man an der Peripherie des Peritoneums an zahlreichen Orten eine dichtere Lagerung der Kerne, welche verbunden ist mit einem stärkeren Hervortreten der Zellgrenzen und einem Schwunde der bindegewebigen Intercellularsubstanz. Zahlreiche Übergänge zeigen nun, wie peripher die Faltungen zustande kommen, wie sodann die Zellen an die Peripherie der Falten rücken, während im Innern Intercellularsubstanz auftritt, und wie Hand in Hand mit diesem Prozesse die Falten sich immer mehr von dem übrigen Peritonealgewebe abheben, so daß sie zuletzt nur noch durch einen dünnen Stiel mit demselben zusammenhängen. Es deutet dieser Umstand mit großer Wahrscheinlichkeit darauf hin, daß diese Falten sich schließlich lösen; diese Annahme wird aber zur Gewißheit, indem es in der That gelingt, die abgelösten Zellhaufen in der Leibeshöhle nachzuweisen. Es sind dies nichts anderes als die schon oben beschriebenen bald rundlichen, bald mehr ovalen, mit Chloragogenkörnern dicht erfüllten Ballen, welche hier und da zwischen den Lymphzellen herumflottieren. Man könnte zwar einwerfen, daß eine derartige Ablösung durch mechanische Eingriffe bei der Tötung, Konservierung etc. bewirkt worden sei, eine Annahme, die sehr nahe liegt, da es an konservierten Tieren sehr leicht ist, das Peritoneum in Fetzen abzulösen, indessen kann man sich auf Schnitten davon überzeugen, daß eine Ablösung während des Lebens in der That erfolgt. Man findet nämlich diese Zellhaufen nicht nur in der visceralen, sondern auch in der nephridialen Leibeshöhle, und zwar

sowohl frei als auch im Innern von eigentümlichen, zwiebelartig geschichteten Gewebsmassen, welche, wie an ihrer Peripherie erkannt werden kann, durch Zusammenkittung von Lymphzellen entstanden sind. Es ist nun aber unzweifelhaft, daß nicht nur ganze Falten, sondern auch einzelne Zellen sich vom Peritoneum lösen können. Wir sehen nämlich häufig, wie die peripherischen Zellen der Peritonealfalten nur in losem Zusammenhange stehen mit den weiter central gelegenen, und finden auch öfters im Innern jener soeben erwähnten angeschwemmten Lymphzellenmassen Zellen, die durch Form, Farbe und Lagerung des Chloragogens als Peritonealzellen sofort erkennbar sind. Werfen wir nämlich einen Blick auf die dem Peritoneum eingestreuten Chloragogenkörner, so fällt bei genauerer Betrachtung sofort auf, daß sie nicht regellos in den Maschen des Bindegewebes liegen, sondern daß sie vielmehr überall unmittelbar um die Kerne gelagert sind. Diese typische Lagerung ist auch mit aller Deutlichkeit in den peripher gelegenen Zellen zu beobachten, so daß der Einwand fällt, daß eine kernständige Lagerung nur durch die Kleinheit der Bindegewebszellen vorgetäuscht würde. Nur in Fällen, wo das Peritoneum äußerst reich an Chloragogen war, konnte ich beobachten, daß die Körner von den Kernen aus auch längs der Bindegewebsstränge sich anlagerten, aber auch dann war eine stärkere Anhäufung um die Kerne deutlich ausgesprochen. Wir finden also im Peritoneum ein ganz analoges Verhältnis, wie wir es oben für die Lymphzellen beschrieben haben, nämlich die durchwegs kernständige Lagerung des Chloragogens. Abgesehen aber von diesen Beziehungen zum Kern, zeigt das Chloragogen des Peritoneums in seinem morphologischen Verhalten wesentliche Unterschiede von demjenigen der Lymphzellen. Schon in der Farbe weicht es von dem der letzteren ab, indem es niemals einen braungelben, sondern stets einen grünlichgelben Ton besitzt, der etwa eine Mittelstellung einnimmt zwischen dem Chloragogen der Lymphzellen und demjenigen der Blutzellen (s. o.). Was aber das Peritonealchloragogen vor allem auszeichnet, ist der Umstand, daß die Körner äußerst klein sind und bei weitem nicht so starke Neigung haben, miteinander zu verschmelzen, wie dies für das Chloragogen der Lymphzellen so charakteristisch ist. Wir sehen zwar auch im Peritoneum hier und da die Körnchen zu größeren Konkretionen zusammentreten, indessen überschreiten sie selten die Größe des Zellkerns, und niemals beobachtet man auch

eine derartige Verschmelzung, daß auf einer oder mehreren Seiten des Kerns kompakte Chloragogenmassen entstanden (vgl. oben). Schon um dieses Verhaltens willen können wir annehmen, daß es sich um verschiedene chemische Stoffe handelt, eine Annahme, welche denn auch durch die mikrochemische Untersuchung und die Analyse bestätigt wird (s. u.).

Wenden wir uns nun zu demjenigen Teil des Peritoneums, welcher längs der Nephridien und der sie begleitenden Gefäße in die nephridiale Leibeshöhle herabsteigt. Wie bereits oben vorweggenommen wurde, zeigt auch dieser Abschnitt ein besonderes Verhalten dem übrigen Peritoneum gegenüber; um indessen seine Anordnung im allgemeinen zu veranschaulichen, wollen wir vorerst ganz kurz den Verlauf und die Gestalt der Nephridien skizzieren. Die Nephridialtrichter öffnen sich im hinteren Ende eines Segments in die Leibeshöhle, indem sie zwischen den Muskelbändern (s. o.) je zweier aufeinander folgender Segmente in die Höhe steigen. Die Mündung des Trichters steht annähernd im Niveau der Muskelbänder und wird in dieser Lage durch Ligamente fixiert, welche von der seitlichen Leibeswand entspringen und sich an die äußere Seite des Trichters ansetzen. Der aus dem Trichter sich fortsetzende Nephridialschlauch durchbohrt die Muskelbänder des nächstfolgenden Segmentes und zieht, in der nephridialen Leibeshöhle angekommen, in schräg absteigender Richtung nach hinten, um am hinteren Ende dieses Segmentes nach außen zu münden. Vor dieser Mündung erweitert sich der Schlauch zu einer geräumigen Ampulle. Trichter und Schläuche sind von einem hohen Cylinderepithel ausgekleidet, welches einer strukturlosen Basalmembran aufsitzt und sich durch reichlichen Gehalt an Chloragogen auszeichnet. Dieses nephridiale Chloragogen erinnert in seinem morphologischen und chemischen (s. u.) Verhalten durchaus an dasjenige des oben beschriebenen Peritoneums. Feinkörnig wie jenes, hat es niemals die Neigung, zu großen Klumpen zusammenzufließen, und zeigt auch eine übereinstimmende grünlichgelbe Färbung. Dagegen verhält es sich dem Kerne gegenüber nicht immer in jener für das lymphoide und peritoneale Chloragogen so charakteristisch gesetzmäßigen Stellung. Zwar ist auch hier nicht selten zu beobachten, daß die Körner um den Kern eine stärkere Anhäufung zeigen, indessen ist der Fall entschieden der häufigste, daß sie das dem Nephridiallumen zugekehrte Ende der Zellen erfüllen. Es muß aber bemerkt werden, daß auch der entgegengesetzte Fall nicht ausgeschlossen ist, daß das Chloragogen

dem peripheren Teile der Zellen eingelagert ist. Wie CLAPAREDE richtig bemerkt (l. c.), ist schon von außen der Chloragogengehalt der Schleifenkanäle an ihrer bräunlichen oder schwärzlichen Färbung zu erkennen, indessen fällt sofort auf, daß dieses Kolorit nicht dem ganzen Organe zukommt, sondern stets dem ampullenförmig erweiterten Endabschnitte fehlt. Auf Querschnitten durch die Ampulle zeigt sich dann auch in der That das vollständige Fehlen von Chloragogenkörnern; außerdem aber zeichnet sich dieser Abschnitt noch dadurch aus, daß hier das Cylinderepithel bedeutend niedriger ist. Die Beziehungen des Blutgefäßsystems zu den Nephridien haben wir bereits oben auseinandergesetzt und erinnern an dieser Stelle nur noch einmal daran, daß das Segmentalorgan in seinem ganzen Verlaufe von der Kiemenvene und dem von ihr abgehenden blind endigenden Gefäßschlauch begleitet wird.

Das Peritoneum nun, welches die Nephridien bekleidet, erscheint bald als einschichtiges, bald als mehrschichtiges, großmaschiges Bindegewebe, dessen Zellen stets deutlich abgegrenzt sind und durch ein Netz von Fasern miteinander zusammenhängen. In seinem Bau erinnert es durchaus an denjenigen des visceralen Peritoneums und diese strukturelle Übereinstimmung wird dadurch noch erhöht, daß auch die Bindegewebszellen dieses nephridialen Peritoneums, reichlich kernständiges Chloragogen enthalten, das in Form, Farbe und chemischem Verhalten dem Chloragogen des visceralen Peritoneums vollkommen gleich ist. Von den Nephridialschläuchen aus verbreitet sich das Peritoneum auch auf die Aufhängebänder derselben, überall dasselbe morphologische Verhalten zeigend.

Einen ganz anderen Charakter nimmt das Peritoneum aber da an, wo es auf die Kiemenvene übergeht. Auf Querschnitten (vergl. Fig. 30) beobachtet man hier dicht aneinander gedrängte, spindel- oder linsenförmige Zellen, die der Gefäßwand in einer oder mehreren Schichten aufsitzen. Wo das letztere der Fall ist, zeigen die periphersten Zellen meist einen lockeren Zusammenhang miteinander, und zahlreiche Stellen deuten mit Sicherheit auf eine Ablösung derselben hin. Chloragogen fehlt diesen Zellen stets, dagegen zeigen sie eine eigentümlich körnige Struktur, welche sofort an diejenige der Lymphzellen erinnert. Noch deutlicher ist ihre Struktur auf dem Längsschnitte zu sehen (vergl. Fig. 31), wo sie als unregelmäßige polygonale Gebilde erscheinen, deren peripher gelegene fast stets kurze, mehr oder weniger spitze Fort-

sätze treiben, wie wir sie bei den Jugendstadien der Lymphzellen (s. o.) kennen gelernt haben. Durch ihre körnige Struktur sowohl, wie auch durch ihre Größe unterscheiden sich diese Zellen leicht von den Epithelzellen der Nephridien, die auf Sagittalschnitten gleichfalls polygonale Umrisse zeigen, und ebenso leicht sind sie durch die angegebenen Merkmale und das Fehlen des Chloragogens von den nephridialen Peritonealzellen auseinanderzuhalten. Indessen wird nur ein geringer Teil der Peripherie des Kiemengefäßes von diesen eben erwähnten charakteristischen Peritonealzellen eingenommen; die weitaus größte Cirkumferenz ist von den Geschlechtszellen besetzt, die schon durch ihre Größe von allen anderen Peritonealzellen abstechen. Wie bereits CLAPARÈDE angiebt, sind die Ophelien getrennten Geschlechtes, die Eizellen charakterisieren sich durch ihre mächtige Vesicula germinativa, die Spermatumzellen durch eine eigentümliche Anordnung des Chromatins in ihren großen Kernen.

## V. Darmkanal.

Der Darmkanal von *Ophelia* zerfällt in vier schon äußerlich scharf voneinander getrennte Abschnitte: Pharynx, Ösophagus, Magendarm und Abdominaldarm. Der Pharynx liegt als faltenreiches Gebilde vor dem Dissepimentsack, an dessen Decke er in seinem hinteren Teile durch Muskeln angeheftet ist. Er ist von einer dünnen, aus Ringmuskelfasern bestehenden Muscularis umgeben, die nach außen hin vom Peritoneum überzogen ist. Da, wo der Darm den Boden des Organ injecteur durchbricht, geht der Pharynx in den Ösophagus über. Dieser besitzt durch seitliche Kompression ein schlitzförmiges Lumen, seine Seitenwände sind ziemlich glatt, die Bauchwand aber und vor allem die Rückenwand vielfach gefaltet. Nach kurzem Verlaufe erweitert er sich zu dem schon von außen als Auftreibung des Darmes sichtbaren Magen, welcher sich, wie bereits oben erwähnt, durch kolossalen Faltenreichtum auszeichnet. Dorsal und lateral erheben sich von der Peripherie nur niedrige Falten, während dagegen von der Ventralseite her die Darmwand in vier mächtigen, selbst wieder vielfach gefalteten Wülsten ins Darmlumen aufsteigt. Wir nennen diesen Abschnitt einzig und allein in morphologischem Sinn „Magen“, ohne uns darüber Rechenschaft geben zu können, ob derselbe auch in physiologischer Hinsicht diesen Namen verdient. Im Abdominaldarm weichen die Falten rasch zurück, während das Darm-

lumen allmählich jene hufeisenförmige Gestalt annimmt, welche, wie bereits oben beschrieben wurde, durch die ventrale Einstülpung des Darmsinus hervorgerufen wird.

Oesophagus, Magen und Abdominaldarm haben nun das Gemeinsame, daß sie ringsum vom Perivisceralsinus umgeben sind, die beiden ersteren vom Thorakalsinus, der letztere vom Abdominalsinus. Es ist nun hier der Ort, um auf die Lage dieser Sinus etwas näher einzugehen. Wie oben erwähnt, ist der Darmsinus von *Ophelia* demjenigen der Terebelliden, Serpuliden, Cirratuliden und anderer homolog. CLAPARÈDE (*Annélides sédentaires*, p. 103), welcher die Beziehungen des Perivisceralsinus zum Darne einer eingehenderen Untersuchung unterworfen hat, giebt nun im allgemeinen an, daß der Sinus zwischen den beiden Muskelblättern des Darmes liege. Untersucht man den Darmsinus von *Ophelia* daraufhin, so findet man zwar eine der äußeren Sinuswand eingelagerte Schicht von cirkulären Muskelfasern, indessen ist es mir nie gelungen, eine dem Darmepithel aufsitzende Längs- oder Ringmuskulatur zu beobachten. Es zeigt vielmehr *Ophelia* in dieser Beziehung durchaus das Verhältnis, wie dies CLAPARÈDE für die Aricies beschreibt: „Chez les Aricies enfin, peut-être à cause de la petitesse de l'animal, il est à peine possible à parler encore de couches musculaires. Le sinus paraît baigner directement au dedans la surface externe de l'épithel intestinal . . . .“ Auch die gleich darauf folgende Beschreibung hat für *Ophelia* ganz dieselbe Geltung: „Dans les sections transversales, le frottement du rasoir détache parfois une partie de sinus de l'épithélium sous-jacent et le premier n'en garde pas moins exactement sa forme. On pourrait peut-être conclure de ce fait à l'existence d'une membrane propre limitant le sinus du côté interne. Je n'ai pourtant jamais réuni à la distinguer avec certitude.“ Zeigt nun einerseits der Darmsinus von *Ophelia* in topographischer Hinsicht ein vom allgemeinen Typus abweichendes Verhalten, so ist dagegen in anderer Beziehung eine große Übereinstimmung nicht zu verkennen. CLAPARÈDE beschreibt nämlich im Darmsinus von Serpuliden (l. c. p. 101) eigentümliche Fasern, welche mit Kernen besetzt sind und sich von einer Sinuswand zur anderen ausspannen. Auch im Darmsinus von *Ophelia* finden wir analog geformte Elemente, indessen kommen sie nur in denjenigen Abschnitten vor, wo der Sinus seicht und die Darmwand gefaltet ist, also im Thorakal- und im Beginne des Abdominalsinus (vergl. Fig. 32 und 33). Vor allem sind es die Falten, in denen diese Faserzellen

besonders zahlreich sind; hier bilden sie fast stets ein zusammenhängendes Netzwerk, in dessen Maschen das Blut fließt. In den Darmfalten haben sie stets einen radiären Verlauf, d. h. vom Darmlumen nach der Peripherie gehende Richtung, in den peripheren Teilen des Darmsinus selbst aber liegen sie ebenso oft der Darmwand an, als daß sie die gegenüberliegenden Wände des Darmsinus verbinden.

Was nun aber diese Zellen bei *Ophelia* besonders interessant erscheinen läßt, ist das Vorkommen von Chloragogen in einer großen Anzahl derselben. Dieses Chloragogen ist morphologisch und chemisch nicht zu unterscheiden von demjenigen der Lymphzellen und, wie wir weiter unten sehen werden, von demjenigen der Darmzellen. Meist tritt es in mehreren benachbarten Zellen auf, bald als große Körner, welche die Zellen vollständig anfüllen, an denen jedoch stets deutlich noch ihre Zusammensetzung aus mehreren Körnern erkannt werden kann, bald aber auch in Form von kleinen Körnchen, die etwa die Größe des Kernes besitzen. Eine kernständige Lage ist entschieden manchmal angedeutet, wird aber dadurch sehr verwischt, daß die Faserzellen sehr klein sind.

Wir haben bereits oben beschrieben, daß sich diese Faserzellen in ihrem Vorkommen auf den thorakalen und den Beginn des abdominalen Darmsinus beschränken; sie verschwinden mit anderen Worten da, wo der Sinus breiter wird und die Darmfalten zurückgehen. Statt dessen tritt uns hier im Innern des Darmsinus jenes eigentümliche Bindegewebe entgegen, welches, wie wir von der Beschreibung des Gefäßsystems her wissen (s. o.), von der ventralen Sinuswand entspringend, in mannigfachen Wülsten in den Sinus emporsteigt. In seinem histologischen Bau zeigt dieses intravasale Bindegewebe entschieden große Übereinstimmung mit dem visceralen Peritoneum; indessen ist es bedeutend großmaschiger und zeichnet sich auch dadurch aus, daß die eingestreuten Kerne annähernd überall gleichmäßig verteilt sind, indem weder an der Peripherie noch im Innern eine stärkere Anhäufung derselben zu beobachten ist. Vor allem wird diese strukturelle Ähnlichkeit dadurch herbeigeführt, daß auch dieses Bindegewebe mit Chloragogenkörnern erfüllt ist, welche in Form, Farbe und Lagerung durchaus mit denjenigen des Peritoneums übereinstimmen; die kernständige Anordnung der Körner ist auch hier durchaus typisch ausgebildet und auch in den Fällen deutlich ausgesprochen, wo das Gewebe sehr reich ist an Chloragogen (vgl. Fig. 28). In

seinen basalen, der Sinuswand anliegenden Partien weist dieses Bindegewebe freilich eine wesentlich andere Struktur auf. Indem nämlich seine Maschen gegen die Ursprungsstelle hin immer kleiner werden, entsteht hier ein dichtgefügt, äußerst zellenreiches Gewebe, welches sich außerdem von den höher gelegenen Partien und dem Peritoneum auch dadurch auszeichnet, daß ihm wenigstens im centralen Teile das Chloragogen vollständig fehlt. Nur an der Peripherie, wo der feste Zusammenhang der Zellen einem lockeren Gefüge Platz macht, beobachtet man stets Chloragogen in ihrem Innern.

Wir haben bereits oben vorgreifend bemerkt, daß Chloragogenkörner auch in dem Darmepithel vorkommen. Die Epithelzellen sitzen im Pharynx der Muscularis, in den übrigen Darmabschnitten unmittelbar dem Darmsinus auf, eine Basalmembran ist, wie oben erwähnt, nirgends vorhanden. Im Oesophagus und vor allem im Magen zeichnet sich das Epithel durch besondere Höhe aus, während es im Pharynx und noch mehr im Abdominaldarm verhältnismäßig niedrig ist. Das Chloragogen des Darmes ist nun seinem morphologischen Verhalten nach verschiedener Natur. Einmal finden wir Chloragogenkörner, die in Form, Farbe und chemischem Verhalten mit denjenigen der Faserzellen und Lymphzellen übereinstimmen. Sie sind am häufigsten im Magen zu treffen, seltener im Oesophagus und nur ganz vereinzelt im Pharynx; im Abdominaldarm dagegen habe ich sie niemals beobachtet. Ein gesetzmäßiges Verhalten zum Kerne konnte ich innerhalb der Darmzellen nirgends bemerken: man sieht sie bald am Grunde der Zellen liegen, bald neben dem Kerne, bald auch an der dem Darmlumen zugewandten Peripherie. Überall fallen sie durch ihre Größe auf, indem sie meist die ganze Breite einer Epithelzelle einnehmen; manchmal kommen auch mehrere und dann meist kleinere Körner vor, selten aber sind sie so klein, wie wir sie in den Faserzellen stellenweise angetroffen haben (s. o.).

Andererseits trifft man nun aber auch in den Darmzellen hier und da Chloragogenkörner, welche in ihrer Farbe ganz an die den Blutzellen innelagernden Konkretionen erinnern, die wir anlässlich der Beschreibung des Herzkörpers oben erwähnt haben. Sie finden sich mit Ausnahme des Pharynx in allen Darmabschnitten, in reichlicherer Anzahl aber nur im Magen, und auch hier treten sie den vorher besprochenen Chloragogenkörnern gegenüber stark in den Hintergrund. Sie sind meist in größeren Klumpen in den Zellen abgelagert, seltener und dann oft als kleinere



Körner vereinzelt. Besondere Beziehungen zum Kerne konnte ich auch hier niemals beobachten.

Endlich müssen wir an dieser Stelle noch eigentümlicher Körnchen gedenken, welche mit Ausnahme des Pharynx das gesamte Darmepithel in seiner dem Darmlumen zugekehrten Peripherie erfüllen (vgl. Fig. 32 und 33). Auf dem Querschnitte bilden sie einen ununterbrochenen Körnersaum, welcher überall dieselbe Breite hat und mit dem Kerne in keiner äußerlich sichtbaren Beziehung steht. Die Körnchen ähneln vermöge ihrer grünlichen Farbe den Chloragogenkörnern des Peritoneums, indessen sind sie noch viel feiner und homogener als dieselben, indem sie niemals zu größeren Körnchen zusammenfließen.

---

## B. Chemischer Teil.

Wir haben im Verlaufe unserer morphologischen Untersuchungen fast in allen Organsystemen eigentümliche, bald mehr bräunlich, bald grünlich gefärbte Konkretionen angetroffen, die wir alle unter dem Namen Chloragogenkörner zusammengefaßt haben, ohne uns weiter darüber Rechenschaft zu geben, ob auch in physiologischer Beziehung eine Verwandtschaft existiere (s. Einl.). Ganz allgemein werden die Chloragogenkörner aller Anneliden als Exkretionsprodukte aufgefaßt, und diese Annahme liegt um so näher, als H. Eisig in dem nephridialen Chloragogen der Capitelliden, wenn auch nicht mit Sicherheit, so doch mit Wahrscheinlichkeit Guanin nachgewiesen hat. Ich habe nun versucht, auch für *Ophelia* die chemische Natur der einzelnen Chloragogenarten zu ermitteln, bekenne aber, daß mir dies nur zum Teile mit Sicherheit gelungen ist. Ich muß vorausschicken, daß ich mich bei meinen Untersuchungen nur auf die organischen Körper der Konkretionen beschränkt habe, da es mir ja nur darum zu thun war, ihren physiologischen Wert zu eruieren.

### I. Die mikrochemische Untersuchung.

Untersuchen wir vorerst das Chloragogen der Lymphzellen, so zeigt dasselbe folgendes Verhalten: Die Stäbchen sind unlöslich in verdünnter und konzentrierter Oxalsäure. Auf Zusatz von konzentrierter Essigsäure treten öfters Gasblasen auf, im übrigen zeigen

aber die Stäbchen selbst bei stundenlanger Einwirkung keine sichtbaren Veränderungen. Verdünnte HCl ist ohne Einfluß, auf Zusatz von konzentrierter Salzsäure zeigen die Stäbchen eine grünliche Verfärbung, welche an den Enden am stärksten ausgesprochen ist und daselbst einen tief smaragdgrünen Ton annimmt. Nach einiger Zeit verschwindet die grüne Farbe wieder, und die Stäbchen erscheinen zwar etwas blasser, aber in ihrer Struktur durchaus unverändert. In der Kälte lösen sie sich überhaupt nicht auch bei längerer Einwirkung, beim Erwärmen erblässen sie allmählich und zerfallen in eine krümelige Masse, welche fast unlöslich ist in Wasser. Schwefelsäure hat in verdünntem Zustande durchaus keine Einwirkung, in konzentriertem Zustande dagegen bewirkt sie rasch eine eigentümliche Aufquellung der Stäbchen, die häufig mit einer Formveränderung, namentlich einer verminderten Flexion verbunden ist. Eine Auflösung der Stäbchen ist aber auch bei längerer Einwirkung nicht zu beobachten. Mit verdünnter oder konzentrierter Schwefelsäure erwärmt, tritt eine sofortige Aufquellung ein und in der Folge eine Auflösung zu einem dunkelbraunen, in Wasser unlöslichen Brei. Sowohl verdünnte, als auch konzentrierte Salpetersäure haben in der Kälte keinen Einfluß auf die Stäbchen, höchstens tritt hie und da eine schwache Abblässung ein. Beim Erwärmen dagegen tritt Aufquellung und fernerhin Auflösung zu einem gelben Brei ein. Beim Abdampfen der Salpetersäure tritt die Xanthoproteinreaktion ein, nachfolgender Zusatz von Kalilauge oder Ammoniak bewirkt indessen keine purpurrote, sondern eine einfach braun- bis dunkelgelbrote Verfärbung. Die Murexidprobe fällt also negativ aus. Dieselbe Verfärbung tritt auch ein bei nachfolgendem Zusatz von Natronlauge, so daß auch das Vorhandensein von freiem Guanin ausgeschlossen ist. Eau de Javelle bewirkt schon in mäßiger Verdünnung ein starkes Erblässen der Stäbchen, im Überschuß zugesetzt aber einen von den Enden ausgehenden körnigen Zerfall und ohne Zweifel eine teilweise Auflösung derselben. Die Reaktion tritt unter Bildung von Gasblasen (Chlor) auf.

Gegen Alkalien (sowohl verdünnte als konzentrierte) verhalten sich die Stäbchen vollständig indifferent, ebenso sind sie vollständig unlöslich in Äther und Alkohol.

Alle diese Reaktionen der Stäbchen, ihre Unlöslichkeit in Alkalien, Äther und Alkohol und ihre überraschende Widerstandsfähigkeit gegen Mineralsäuren und organische Säuren machen es höchst wahrscheinlich, daß wir es mit einer chitinig Substanz zu thun haben, eine Annahme, die um so gerechtfertigter ist, als auch

ihr morphologisches Verhalten eine auffallende Ähnlichkeit mit Chitin aufweist. Das Auftreten von Gasblasen bei Zusatz von Essigsäure läßt uns vermuten, daß dieses Chitin mit kohlensaurem Kalk verbunden ist, indessen muß ich mit EISIG, welcher eine analoge Reaktion im nephridialen Chloragogen von *Clistomastus* gefunden hat, annehmen, daß jenes Salz nur in sehr geringen Mengen vorhanden ist, da selbst stundenlange Einwirkung der Säure die Struktur der Stäbchen nicht zu ändern vermochte. Obwohl wir nun das Chitin durch Abspaltung von Glucosamin und Überführung des letzteren in Traubenzucker nachweisen können, ist dieser Nachweis unmöglich für die Stäbchen von *Ophelia*, da sie in verhältnismäßig so geringer Zahl in der Leibesflüssigkeit vorkommen, daß ein so umständliches Verfahren nicht mit Erfolg angewendet werden kann.

Ganz dasselbe chemische Verhalten wie die Stäbchen zeigen nun auch die braungelben Chloragogenkörner, welche wir im Innern der Faserzellen des Perivisceralsinus und in den Darmepithelzellen des Magens und Oesophagus beschrieben haben (s. o.), so daß wir wohl mit Grund annehmen dürfen, daß auch diese Körner aus einer chitinartigen Masse bestehen.

Wir haben aber oben erwähnt, daß außer diesen gelben Körnern noch Chloragogenkörner in den Darmzellen sich vorfinden, die in ihrer Farbe durchaus an das Chloragogen der Blutzellen erinnern. Auch diese grünlich tingierten Körner sind sowohl gegen Alkalien wie gegen Mineralsäuren außerordentlich widerstandsfähig, und nur beim Erwärmen in den letzteren zeigen sie einen körnigen Zerfall. Da sie nur ganz zerstreut im Darm sich vorfinden und niemals zu großen Haufen beisammen gefunden werden, ist es auch selbstverständlich nicht möglich, eine Harnsäure- oder Guaninprobe mit ihnen vorzunehmen. Wohl aber ist dies möglich an den chloragogenführenden Blutzellen, die hin und wieder im Herzkörper in größerer Anzahl vorkommen. Sowohl Murexid- als auch Guaninprobe fielen indessen entschieden negativ aus an diesen Körnern; auch sie scheinen daher dem Chitin verwandt zu sein.

An dieser Stelle müssen wir auch jener feinen Körnchen gedenken, welche in der Peripherie des Darmepithels einen ununterbrochenen Saum bilden. Sie sind so äußerst fein, daß ich über ihr chemisches Verhalten nicht mehr angeben kann, als daß sie in Alkalien, Alkohol und Äther, unlöslich, in konzentrierten Säuren dagegen schon in der Kälte löslich sind.

Weit besser sind wir dagegen orientiert über den chemischen Wert des Chloragogens der Peritonealzellen, des intravasalen Bindegewebes und der Nephridien. Unlöslich in Alkalien, Ather, Alkohol und verdünnten Säuren, zerfließen sie dagegen rasch in konzentrierten Mineralsäuren schon in der Kälte, beim Erwärmen auch in verdünnten Säuren; was aber vor allem wichtig ist, beim Abdampfen mit Salpetersäure und Zusatz von Natroulauge ergeben sie eine deutliche Rotbraun- bis Rotfärbung, die auch einen etwas dunkleren Ton annimmt beim fortgesetzten Erwärmen. Ich spreche diese Reaktion für eine Guaninreaktion an, da auch die qualitative Analyse (s. u.) Guanin ergeben hat. Eine violettrote Färbung ist freilich nicht zu beobachten, indessen wird die Reaktion ohne Zweifel verwischt durch die übrigen Zellsubstanzen. Es ist nämlich für das Zustandekommen dieser Reaktion eine verdünnte Salpetersäure notwendig, deren Konzentration schon genügt, um ein Ineinanderfließen der Zellen zu bewirken. Es ist mir daher trotz vieler Versuche niemals gelungen, die Reaktion intracellular nachzuweisen. Ich mußte mich damit begnügen, wenn die Schnitte die einzelnen Gewebe nach dem Abdampfen der Salpetersäure noch erkennen ließen und die Rotfärbung rings um den Darmsinus und über den Nephridien zu erkennen war.

## II. Die qualitative Analyse.

Nachdem die mikrochemische Untersuchung des Peritoneal- und Nephridialchloragogens auf Guanin hingewiesen hatte, bedurfte dieser Nachweis einer Bestätigung durch die qualitative Analyse. Ich dehnte dieselbe aber auch zugleich auf das Chloragogen der Lymphzellen und des Darmes aus, weil es ja nicht ausgeschlossen war, daß in demselben vielleicht Guanin an andere Substanzen gebunden enthalten sei. Dabei ging ich folgendermaßen zu Werke: Da die thorakale Leibeshöhle von *Ophelia* gegenüber der abdominalen um Vieles geräumiger ist, demnach auch die Hauptmasse der Leibeshöhle samt Lymphzellen enthält, zerschnitt ich die Ophelien über einer Reibschale in der Grenze zwischen Thorakal- und Abdominalregion und ließ die Thoraces und mit ihnen die Lymphe in die Schale fallen. Ich konnte auf diese Weise sicher sein, die große Hauptmasse der Stäbchenzellen in dieser Schale zu haben, um so mehr als vor allem im Dissepimentsack die Stäbchen sich stets in außerordentlicher Anzahl vorfinden. (Der Grund hierfür liegt offenbar in der Funktion dieses Organes als Pumpe, wodurch

die Zellen passiv in dessen Höhle hineingepreßt werden.) Außerdem hatte ich aber in diesen Thoraces auch die große Mehrzahl des Darmchloragogens, namentlich ausschließlich das braune Chloragogen der Faserzellen und Darmepithelien. Ein Auffinden von Guanin in diesem vorderen Körperabschnitte mußte daher in seiner Deutung Schwierigkeiten bereiten, ein negatives Resultat aber gab uns den Beweis dafür, daß weder die Stäbchen noch die verschiedenen Arten des Darmchloragogens aus guaninhaltigen Stoffen bestehen. Die abdominalen Körperteile der durchschnittenen Ophelien wurden sodann vom Rücken her aufgeschnitten, der Darm mitsamt dem ihn umgebenden Peritoneum sorgfältig lospräpariert und in eine zweite Reibschale gebracht; in eine dritte Schale legte ich endlich die zurückbleibende Haut und die von ihr ventral eingeschlossenen nephridialen Leibeshöhlen mit den inneliegenden Nephridien. Der Inhalt jeder Schale wurde nun fein zerschnitten und sodann so fein wie möglich zerrieben. Selbstverständlich wurde bei diesen Operationen durch Abspülen der Instrumente und Reibstöpsel mit destilliertem Wasser jeder Substanzverlust aufs minutiöseste zu verhüten gesucht.

Für den Nachweis freien Guanins verwandte ich nun die von EISIG erwähnte Methode von TH. WEYL, nachdem ich mich zuvor überzeugt hatte, daß auch minimale Mengen von Guanin durch diese Methode zu eruieren sind. Die zerriebenen Thoraces wurden in kochendes Wasser eingetragen und verblieben in diesem 5 Minuten. Hierauf wurde die Flüssigkeit filtriert, der Filtrerrückstand mehrere Male mit heißem Wasser ausgezogen und das Filtrat, ca. 2 Liter, mit einer konzentrierten Lösung von Kupferacetat ausgefällt. Die Mischung wurde sodann auf 200 ccm eingedampft, der Kupferniederschlag abfiltriert, und so lange ausgewaschen, bis kein Kupfer mehr im Filtrate zu finden war (keine Blaufärbung nach Ammoniakzusatz). Hierauf wurde der Kupferniederschlag unter heißem Wasser mit Schwefelwasserstoff zersetzt, filtriert und das Filtrat leicht mit Salzsäure angesäuert und bis auf wenige Tropfen eingedampft. Es schieden sich keine Guaninkristalle aus, auch gab die Lösung bei Verdampfen mit Salpetersäure und Zusatz von Natronlauge keine Rotfärbung. Das Vorhandensein von freiem Guanin war also im vorderen Körperteil, wie vorausszusehen war, ausgeschlossen. Es erwuchs mir also die Aufgabe, etwa vorhandenes gebundenes Guanin zu isolieren und nachzuweisen; ich verfuhr dabei nach den Angaben von HOPPE-SEYLER. Der Filterrückstand, welcher aus den in das kochende Wasser eingetragenen

Thoraces bestand, wurde in 10% Schwefelsäure während 3 Stunden gekocht, hierauf im Heißwassertrichter filtriert und das Filtrat mit Barytlösung neutralisiert. Die neutrale Lösung wurde gekocht und im Heißwassertrichter filtriert, der Filtrerrückstand mehrmals mit siedendem Wasser ausgezogen und die vereinigten Filtrate bis auf wenige Kubikcentimeter eingedampft. Es wurde nun auf einer Schale mit einem Teil des Filtrates die Guaninprobe angestellt, dieselbe fiel negativ aus; der andere Teil wurde mit Salzsäure angesäuert und bis auf wenige Tropfen eingedampft. Auch in diesem Falle schieden sich keine Guaninkrystalle aus, so daß wir berechtigt sind, den Satz auszusprechen, daß weder die Stäbchen noch die Chloragogenkörner des Darmes guaninhaltig sind.

Dieselbe Prozedur wurde nun auch mit dem Inhalte der beiden anderen Reibschalen, also mit dem Darm und den Nephridien, angestellt, und in beiden Fällen ergab die WEYL'sche Methode die charakteristischen Krystalle des salzsauren Guanins. Mit einer kalt gesättigten Pikrinsäurelösung versetzt, schossen aus der salzsauren Lösung die ebenfalls für Guanin charakteristischen gelben mikroskopischen Nadeln aus. Die Guaninprobe auf der Porzellanschale fiel gleichfalls positiv aus. Nach Abdampfen mit Salpetersäure und Zusatz von Natronlauge trat Rotfärbung ein, welche sich beim weiteren Erwärmen in einen deutlich violetten Farbenton verwandelte. Durch die qualitative Analyse wurde also der mikrochemische Nachweis des Guanins im Peritoneum und den Nephridien vollauf bestätigt.

Welches sind nun die Schlüsse, die wir betreffs der physiologischen Bedeutung des Chloragogens aus den Resultaten unserer chemischen Untersuchungen ziehen können?

Was vorerst das Chloragogen der Nephridien, des Peritoneums und des intrasinuösen Bindegewebes anbetrifft, so ist dessen exkretorische Natur durch die chemische Analyse zweifellos festgestellt. Diese Thatsache darf uns nicht überraschen, denn beispielsweise hat schon EISIG, welcher das Peritoneum bei Capitelliden chloragogenhaltig gefunden hat, demselben exkretorische Leistungsfähigkeit zugeschrieben, ohne freilich den chemisch-physiologischen Beweis dafür erbracht zu haben. Wir haben nun oben gesehen, wie bald einzelne Zellen, bald ganze Zellhaufen sich vom Peritoneum loslösen und frei schwimmend in der Leibesflüssigkeit angetroffen werden, und dürfen daher annehmen, daß nach ihrem Zerfall eine Ausscheidung der Körner durch die Nephridien erfolgt. Exkretorischer Natur ist aber auch, wie bereits erwähnt,

jenes eigentümliche intrasinuöse Bindegewebe. Daß dieses Bindegewebe dieselbe chemische Energie zeigt, wird uns verständlich, wenn wir uns an die übereinstimmende Struktur erinnern und den Umstand im Auge behalten, daß dasselbe von dem gleichen Blute bespült wird wie das peritoneale Gewebe. Wie aber haben wir uns die Weiterbeförderung des Chloragogens aus diesem Bindegewebe vorzustellen? Wir haben bereits oben betont, daß an der Peripherie jenes Gewebes die Zellen nur in lockerem Zusammenhange stehen, und wir nehmen daher an, daß intra vitam eine Ablösung derselben erfolgt. Nun beobachtet man aber häufig in unmittelbarer Nähe des Bindegewebes oder auch anderwärts chloragogenhaltige Zellen, die der Sinuswand ansitzen, und wir müssen daher den Schluß ziehen, daß das Chloragogen dieses Bindegewebes dem Peritoneum zugeführt wird, um dann sekundär von diesem abgeschieden zu werden. Man könnte nun vielleicht vermuten, daß überhaupt alles Chloragogen des Peritoneums von dem intrasinuösen Bindegewebe abstamme, indessen spricht die Tatsache dagegen, daß ich das Peritoneum in allen Fällen ohne Ausnahme viel reicher an Chloragogen getroffen habe als das erwähnte Bindegewebe, andererseits aber gerade die der Gefäßwand anliegenden Partien des Peritoneums relativ am schwächsten mit Körnern besetzt sind.

Wie aber verhält es sich nun mit dem Chloragogen der Lymphzellen? Die chemische Untersuchung hat auf eine chitinöse Substanz hingewiesen, einen Stoff der Harnsäure- oder Xanthinreihe konnten wir nicht auffinden. Es ist nun bemerkenswert, daß auch EISIG in den hämolymphatischen Elementen der Capitelliden mancherorts Konkretionen beschreibt, welche sich in chemischer Beziehung ganz analog verhielten wie die Stäbchen von *Ophelia*, und welche er aus diesem Grunde auch als chitinöse Stoffe anspricht. Als Beweis dafür, daß das Chitin in der That auch in Form von Konkretionen zur Ablagerung kommen kann, erwähnt er den von P. MAYER beschriebenen Fall von körniger Chitinablagerung in den Scheerenschwielen von *Heterograpus Lucasii*. Wir citieren hier die diesbezügliche Stelle: „Ein Längsschnitt zeigt direkt unter der derben Cuticula eine verhältnismäßig enorm dicke Lage von zarten Chitinhäuten, welche nach innen zu wiederum von einer festeren Chitinlamelle begrenzt werden. Diese letztere ist wellig gestreift und trägt zahlreiche Konkretionen von lebhaft gelb gefärbtem Chitin eingelagert, deren Gestalt auffällig an die Stärkekörner erinnert. Es sind sowohl Schichtungen um einen konzen-

trisch oder exzentrisch gelegenen Kern als auch Verschmelzung runder Körner zu bisquitförmigen Gestalten nachzuweisen, so daß man, wenn nicht alle chemischen Reaktionen für Chitin sprächen, versucht sein könnte, ein freilich seltsames Vorkommen von Amylum anzunehmen.“ Es ist ganz überraschend, wie diese Beschreibung übereinstimmt mit den Beobachtungen, die man auf Schnitten durch die Stäbchen machen kann, die fast stets eine derartige konzentrische Schichtung deutlich wahrnehmen lassen. EISIG steht nun nicht an, das Chitin als ein stickstoffhaltiges Ausscheidungsprodukt anzusprechen, und stellt die Hypothese auf, daß die verschiedenen Chloragogenkörner Produkte ein und desselben Prozesses seien, bei dem chitinähnliche Substanz als Endglied und guaninähnliche als Mittelglied figurieren würden. Und in der That liegt der Gedanke an eine exkretorische Funktion des Chitinchloragogens der Stäbchen auf der Hand, wenn wir bedenken, daß die Stäbchen nur zeitweise sich bilden, daß sie in geschlechtsreifen und jungen Tieren in demselben Verhältnis vorkommen, daß nirgends im Körper eine Ablagerung derselben vorkommt und daß deutliche Zeichen des Zerfalls an den Stäbchenzellen zu beobachten sind. Wir wollen nicht unerwähnt lassen, daß sowohl die Existenz chitiniger Substanzen im Annelidenkörper überhaupt, als auch die Annahme einer exkretorischen Funktion des Chitins von der größten Wichtigkeit ist, denn einerseits beweisen uns die ersteren die nahen Verwandtschaftsbeziehungen der Anneliden zu den übrigen Articulaten, andererseits aber ist, wie schon EISIG mit Recht betont, die letztere dazu angethan, auf die merkwürdige Erscheinung des Häutungsprozesses ein neues Licht zu werfen.

Freilich muß ich der Auffassung EISIG's insofern entgegen-treten, als ich die verschiedenen Chloragogenarten nicht als Produkte ein und desselben Prozesses ansehen möchte, denn es ist mir unverständlich, wie bei der regressiven Metamorphose der Eiweißkörper als Mittelglied Guanin und aus diesem sekundär das viel höher organisierte Chitin als Endglied hervorgehen sollte. Man kann sich den Prozeß aber auch nicht im umgekehrten Sinne vorstellen, denn das Chitin ist ohne Zweifel im tierischen Körper stets ein Endprodukt. Indessen scheint unsere Auffassung im Widerspruch zu sein mit den Beobachtungen, welche EISIG an den Konkretionen der Blutscheiben von Capitelliden gemacht hat: „Die einen erinnerten, wie er aussagt, durch ihre Widerstandsfähigkeit gegen Säuren und Alkalien an Chitin, die anderen aber waren in konzentrierten Mineralsäuren löslich und ergaben, mit Salpeter-



säure abgedampft, auf Zusatz von Natronlauge eine tief braunrote Färbung, woraus EISIG auf Guanin schließt und, entsprechend dieser Schlußfolgerung, wonach also Chitin und Guanin in ein und denselben Zellen sich bilden sollte, für beide Stoffe auch einen gemeinsamen Bildungsprozeß annimmt. Ich bin nun aber entschieden der Ansicht, daß EISIG nicht berechtigt war, auf Guanin zu schließen, denn einerseits giebt er selbst an, daß die für Guanin allein charakteristische Violettfärbung beim weiteren Erwärmen mit Natronlauge ausgeblieben sei, andererseits aber ist eine „tief braunrote Färbung“ auch bei den Stäbchen von *Ophelia* zu beobachten, die sicher weder freies noch gebundenes Guanin enthalten. Der scheinbare Widerspruch zwischen unserer Auffassung und der EISIG'schen Beobachtung wird dadurch also hinfällig.

Als Chitinchloragogen müssen wir aber ohne Zweifel seinem chemischen Verhalten nach auch das Chloragogen der Faserzellen, der Darmepithelien und der Blutzellen auffassen und sind demnach auch gezwungen, mit EISIG den Darm als exkretorisches Organ, als „Harndarm“ anzusprechen. Vergleichen wir nun die Bildungsstätten des Chitinchloragogens mit denjenigen des Guaninchloragogens, so werden wir in unserer Auffassung noch bestärkt, daß die beiden Exkretstoffe durch differente Prozesse abgeschieden werden, denn einerseits zeigt das Guaninchloragogen in seiner Bildung enge Beziehungen zur Leibesflüssigkeit und zu venösem Blute, andererseits weist die Abstammung der Stäbchenzellen von den Wandungen der arteriellen Kiemenvene sowie das hauptsächlichliche Vorkommen des Chitinchloragogens im oxydischen Thorakalsinus darauf hin, daß seine Bildung namentlich von oxydischem Blute beeinflußt wird.

Es bliebe uns nun noch übrig, die Bedeutung jener feinsten, die Darmepithelien säumenden Chloragogenkörnchen darzulegen, indessen sind wir hier vollständig auf Vermutungen angewiesen. In Anbetracht ihrer Löslichkeit in starken Mineralsäuren, ihres Fehlens im Pharynx, ihrer stets typischen Lagerung in der nach dem Darmlumen gerichteten Peripherie der Darmzellen und ihrer vollständig gleichmäßigen Verteilung im ganzen resorbierenden Darm, bin ich am ehesten zu der Annahme geneigt, daß sie eine Rolle bei der Verdauung spielen, mithin geformte Fermente darstellen.

---

### C. Zusammenfassung.

Fassen wir die Resultate unserer Untersuchungen kurz zusammen, so können wir dieselben zu folgenden Sätzen formulieren:

1) Die Lymphzellen von *Ophelia* stammen vom Peritoneum ab und zwar von demjenigen Teile desselben, welcher die Kiemenvene begleitet. Stäbchenfreie und stäbchenführende Zellen sind genetisch identisch. Das Chloragogen der Stäbchen tritt stets um den Kern herum auf und gelangt innerhalb von Vakuolen zur Abscheidung. Die Entstehung der Stäbchenform und das terminale Wachstum der Stäbchen sind die Folge von Spannungsdifferenzen in den Wänden der Vakuolen.

2) Das Blutgefäßsystem von *Ophelia* wird im abdominalen Körperabschnitte repräsentiert durch einen dem Rückengefäße homologen Darmsinus und ein Bauchgefäß, im thorakalen Körperabschnitt aber durch ein Rückengefäß und einen dem Bauchgefäß homologen Darmsinus. Die Oxydation des Blutes wird im hinteren Körperteil durch Kiemen vermittelt, im vorderen durch den Darm.

3) Der Herzkörper von *Ophelia* ist keine Drüse, sondern eine Klappe.

4) Das Peritoneum ist in denjenigen Partien, welche den abdominalen Darm und die Nephridien bekleiden, ein chloragogenführendes Bindegewebe. Das peritoneale Chloragogen zeichnet sich gleichfalls durch seine stets kernständige Lagerung aus. Ganz dasselbe Verhalten zeigt auch das Chloragogen, welches im Innern eines in den Darmsinus aufsteigenden Bindegewebes abgelagert ist.

5) Die Darmepithelien enthalten morphologisch und chemisch voneinander verschiedene Chloragogenkörner und -körnchen. Durch besonderen Reichtum an Chloragogen zeichnet sich der Magen und der Oesophagus aus.

6) Das Chloragogen des Peritoneums, der Nephridien und des intrasinuösen Bindegewebes enthält mikrochemisch und qualitativ analytisch nachweisbares Guanin. Das Chloragogen der Lymphzellen, der Blutzellen und des Darmes

enthält weder freies noch gebundenes Guanin und ist seinem chemischen Verhalten nach als chitinartige Substanz aufzufassen. Guanin- und Chitinchloragogen entstehen durch differente Prozesse. Außer dem Chitinchloragogen finden sich im Darm noch Chloragogenkörner, welche aller Wahrscheinlichkeit nach geformte Fermente repräsentieren. Die mit dem Namen Chloragogen bezeichneten Konkretionen sind also sowohl verschiedenen Ursprungs als auch von verschiedener physiologischer Wertigkeit!

---

## Figurenerklärung.

## Tafel XVI—XIX.

In allen Figuren bedeutet:

<i>an</i> Anastomose des Rücken- und Bauchgefäßes.	<i>iv</i> intrasinuöses Bindegewebe.
<i>bg</i> Bauchgefäß.	<i>hk</i> Herzkörper.
<i>bm</i> Bauchmark.	<i>hs</i> Herzchenkel.
<i>bs</i> Blutzellen.	<i>ka</i> Kiemenarterie.
<i>chls</i> Chloragogenzellen.	<i>kv</i> Kiemenvene.
<i>chlk</i> Chloragogenkörner.	<i>kvs</i> Kiemenvenenschlauch.
<i>de</i> Darmepithel.	<i>ls</i> Lymphzellen.
<i>dys</i> Dissepimentsack.	<i>ne</i> Nephridium.
<i>ds</i> Darmsinus.	<i>p</i> Peritoneum.
<i>fs</i> Faserzellen.	<i>ps</i> Peritonealzellen.
<i>h</i> Herz.	<i>rg</i> Rückengefäß.
	<i>sp</i> Spermatozoenmutterzellen.

Fig. 1—26. Lymphzellen von *Ophelia*.

Fig. 27. Schema des Blutkreislaufes in der Abdominalregion.

Fig. 28. Querschnitt durch das intrasinuöse Bindegewebe.

Fig. 29. Querschnitt durch das den Darmsinus anliegende Peritoneum.

Fig. 30. Querschnitt durch das Nephridium und den dasselbe begleitenden Gefäßabschnitt.

Fig. 31. Sagittalschnitt durch dieses Gefäß.

Fig. 32. Querschnitt durch den Darm an der Grenze zwischen Thorakal- und Abdominalregion.

Fig. 33. Querschnitt durch eine Magenfalte.

Fig. 34. Längsschnitt durch den Herzkörper.

Fig. 35 und 36. Querschnitt durch den Herzkörper.

Fig. 37. Vorderer Körperschnitt von *Ophelia* nach Eröffnung der Leibeshöhle, von der Seite gesehen.

Fig. 38. Derselbe von der Bauchseite gesehen.

Fig. 39. Sagittalschnitt durch den vorderen Körperabschnitt von *Ophelia* (schematisirt).

# Beiträge zur Kenntnis der Kern- und Zellen- degeneration und ihrer Ursache.

Von

L. Drüner.

Mit Tafel XX und XXI.

---

## I. Untersuchungen am Hoden von *Salamandra maculosa*. (Tafel XX.)

W. FLEMMING beschreibt in seiner Abhandlung über die Kernteilung der Spermatocyten des Salamanders<sup>1)</sup> eine Degeneration von Zellen mit Kernen, die während der Sommermonate häufig im Hoden auftritt:

„Es finden sich viele Cysten, mit Zellen verschiedener Größen, in denen ein Teil der Kerne in einer sonderbaren Veränderung begriffen ist (Tafel XXV, Fig. 51 *a—e*). Das Chromatin erscheint diffus im Kern verteilt und verdeckt jede Struktur desselben; dieser tingierbare Klumpen ist mehr oder weniger von Vakuolen durchsetzt (Fig. 51 *a*), unter denen eine besonders groß und an die Peripherie gelagert zu sein pflegt. Andere solche Kerne finden sich, an denen eine solche randständige Vakuole stark vergrößert ist, kleinere daneben nicht vorhanden sind (Fig. 51 *b, e*), wobei oft einzelne kleine chromatische Brocken am freien Rande der Vakuole liegen (*e*). In noch anderen ist der Chromatinklumpen verkleinert und besonders stark färbbar (51 *c*), wieder andere zeigen gar nichts mehr von der Vakuole, nur einen großen chro-

---

1) W. FLEMMING, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. 29, 1887, S. 446.

matischen Klumpen, und viele sehr kleine solche im Zellenleib verstreut (51 d). Die Zelle ist in solchem Fall verkleinert. Endlich findet man auch vielfach kleine Zellkörper, die nur verstreute chromatische Körnchen, und gar keinen größeren Kernrest enthalten.“ In Cysten mit ruhenden Kernen treten diese Degenerationsformen besonders zahlreich auf, in anderen, deren Spermatocyten in lebhafter Kernteilung begriffen sind, kommen sie selten vor. Beziehungen zur Spermatogenese sind dieser Erscheinung abzusprechen.

F. HERMANN hat zwei Jahre später diese eigentümlichen Vorgänge ebenfalls einer Untersuchung unterzogen und weicht in seiner Darstellung in einigen Punkten, in denen er eingehendere Kenntnis gewonnen zu haben glaubt, von FLEMMING ab <sup>1)</sup> (S. 100):

„Wenn derselbe von einer Vakuolisierung des Kerns spricht, so muß ich (HERMANN) ihm im Allgemeinen Recht geben, allein es handelt sich dabei nicht um eine Durchsetzung des zusammengeballten, im Kern diffus verteilten Chromatins mit kleineren oder größeren Vakuolen, sondern es wird der ganze Kern in eine große Vakuole verwandelt und dadurch das Chromatin in Form eines derben, in seinen einzelnen Balken siebförmig durchlöchernten Netzwerkes an der Kernmembran niedergeschlagen (Fig. 48). Die geformte achromatische Substanz des Kernes aber ballt sich zu einer kleinen, im Inneren des Kernes gelegenen Kugel zusammen, die durch einige wenige Fäden mit der achromatischen Kernmembran in Zusammenhang steht und auf ihrer Oberfläche mit feinen Chromatinpünktchen besetzt ist.“ Durch die Verschmelzung der derben Balken des Chromatinnetzes, die mit der fortschreitenden Verkleinerung des Kernes erfolgt, sollen die schalenförmigen, von feinen Öffnungen siebartig durchbrochenen Schollen entstehen (Fig. 49), die in der That eine gewisse Ähnlichkeit mit den Brocken einer Globigerinenschale haben können. Im weiteren Verlauf der Kernschrumpfung verschwinden auch diese Öffnungen, „die derben Chromatinschollen ziehen sich immer mehr zusammen und endlich wird unter dem Drucke dieser allmählichen Kontraktion die achromatische Kugel ausgepreßt (Fig. 52) und in das Protoplasma hineingeschleudert“ und verfällt dann ebenfalls der Degeneration.

Später hat meines Wissens keine genauere Untersuchung stattgefunden.

---

1) F. HERMANN, Beiträge zur Histologie des Hodens. Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. 34, 1889.

Bd. XXVIII. N. F. XXI.

Im Sommer 1893 behandelte ich einige Hoden von *Salamandra maculosa* mit einer Doppelfärbung von Karmin und Bleu de Lyon, die auch RUGE bei seinen Untersuchungen über Degeneration und Resorption abgestorbener Eier <sup>1)</sup> so vorzügliche Resultate geliefert hat. In alten Schnitten fand ich die fraglichen Formen des Kern- und Zellverfalles in großer Menge und konnte eine vollständigere Uebersicht, wie dies aus den bisherigen Darstellungen möglich war, gewinnen. In Bezug auf die Schicksale der chromatischen Kernsubstanz stimmt das, was meine Untersuchungen ergeben haben, mit den früheren Resultaten ziemlich überein, und ich habe

---

1) G. RUGE, Vorgänge am Eifollikel der Wirbeltiere. *Morphol. Jahrb.* Bd. 15, Heft 4. Herrn O. Voer, der diese Methode in den Jahren 91 und 92 in der hiesigen Anatomie ausgiebig zu histologischen Zwecken verwandt hat, verdanke ich Angaben über das Verfahren. Für meine Arbeit habe ich 1 Teil 1-proz. Lösung von Bleu de Lyon in Aq. dest. mit 10 Teilen alkoholischem Boraxkarmin gemischt, 24 Stunden durchgefärbt, 36—48 Stunden in salzsaurem Alkohol (5 Tropfen auf 100 cm 70-proz. Alkohol) ausgesogen und dann in der gewöhnlichen Weise in Paraffin eingebettet. Für Schnittfärbung wurde ein Gemisch von 1 Teil Bleu de Lyon von 1 Proz. mit 30 Teilen Boraxkarmin verwandt. Für meine in Sublimat-Essigsäure (Eisessig 15,0, Sublimat 15,0, Aq. destill. 300,0) fixierten Präparate eignete sich diese Methode ausgezeichnet. Die Darstellung und die Figuren beziehen sich ausschließlich auf solche. Außerdem wurden mehrere andere Färbungen, einfache und kombinierte, mit Saffranin, Hämatoxylin, Eosin, Orange G., Fuchsin, EHRLICH-BRONN-Schem Gemisch, Schnitt- und Stückfärbungen angewandt. Alle zeigten dieselben morphologischen That-sachen nur in verschiedener Färbung, deshalb haben sie im Text keine Erwähnung gefunden. Ein Zusatz von 1 Teil 1-proz. Osmiumsäure zu 20 Teilen Sublimat-Essigsäure lieferte in Bezug auf die Fixierung für manche Feinheiten bessere Resultate als Sublimat-Essigsäure allein. Diese Mischung hat vor der Chrom-Osmium-Essigsäure den Vorzug, daß die Durchfärbung mit Karmin leichter und besser gelingt.

Aufgeklebt wurden die Schnitte je nachdem mit Eiweiß (für Schnittfärbung) oder Nelkenöl-Kollodium (nach Stückfärbung). Um die so lästigen Fältchen und Risse zu vermeiden, habe ich mit Erfolg heiße Objektträger angewandt. Eine flache Schale wurde bis zum Rande mit Wasser von 60—70° C gefüllt, mit einer Glasplatte so zugedeckt, dass zwischen der Platte und dem Wasser keine Luft zurückblieb, und darauf der mit Nelkenöl-Kollodium bestrichene Objektträger gelegt. Im Moment der Berührung mit dem warmen Objektträger wird der Schnitt ganz biegsam und weich, und bei einiger Geschicklichkeit lassen sich dann alle Fältchen glätten. Je nach der Dicke der Schnitte wurde die Temperatur des Wassers etwas höher (bei dicken) oder niedriger (bei dünnen) gewählt oder durch Zwischenlegen mehrerer Glasplatten modifiziert.

denselben nur wenig hinzuzufügen. Über die Kugel im Inneren des degenerierenden Kernes, die HERMANN beschreibt, bin ich zu anderen Anschauungen gelangt.

Am häufigsten findet man Stadien der Degeneration, wie sie Tafel XX, Fig. 1 zeigt, oft in größerer Zahl nebeneinander zu einem kleinen Herd vereinigt. Die Veränderung der Kerne entspricht am meisten der Beschreibung FLEMMING's. Die chromatische Substanz ist zusammengeballt, diffus gefärbt und meist in Form eines unregelmäßigen Kugelsegmentes an der Seite einer großen, von der vielfach ausgebuchteten Kernmembran umschlossenen Vakuole gelegen. Der stark und diffus rot gefärbte Chromatinklumpen ist von vielen kleinen Vakuolen durchsetzt und enthält bisweilen einige etwas größere, peripher gelegene, welche die Kernmembran etwas vorgewölbt haben (Fig. 6, Fig. 12 a). Dies ist das bei weitem häufigste. Nicht selten findet man aber auch Formen, wie in Fig. 1 unten, oder in Fig. 11: an zwei gegenüberliegenden Teilen der Kernmembran sind Anhäufungen von chromatischer Substanz, und der Hohlraum liegt dazwischen. In anderen Kernen hat sich die chromatische Masse zwischen zwei diametral einander gegenüberliegenden großen Vakuolen gesammelt (Fig. 5). Noch andere darauf bezügliche Einzelheiten lassen sich aus den Figuren entnehmen; sie sind von keiner Bedeutung. Alle ergeben, daß in diesen Stadien der Degeneration die vorhandene chromatische Kernsubstanz in der durch die Kernmembran gebildeten Blase in sehr verschiedene Formen geknetet sein kann, die von der Anordnung der Vakuolen abhängig ist.

In jeder der größeren Vakuolen fällt beim ersten Blick die von HERMANN beschriebene Kugel auf. Dieselbe färbt sich bei Doppelfärbung anders als die Kernsubstanz. HERMANN's Figuren stellen dieselbe in einem bräunlich-gelben Tone dar, sie ist dort granuliert gezeichnet. In meinen Präparaten ist sie blau gefärbt und läßt nichts von einer so groben Körnelung erkennen. An ihrer Oberfläche liegen meist kleine Brocken chromatischer Substanz. Oft steht sie mit chromatischen feinen Fäden mit den zusammengeballten Kernresten und mit der Kernmembran anliegenden chromatischen Körnchen und Brocken in Verbindung (Fig. 1, 12 a).

Das sind Befunde, die auch HERMANN gemacht hat. Die auf dieselben gegründeten Anschauungen habe ich oben citiert (S. 295).

Einige weitere Thatsachen lassen sich schon an Figur 1 bei



etwa 350-facher Vergrößerung erkennen. Zunächst fällt auf, daß die blau gefärbten Körper von recht verschiedener Größe sind. Auch die Kugelform ist nicht konstant; einige sind länglich gestreckt, an einer oder beiden Seiten spitz ausgezogen (Fig. 1, 12 a, b). Die Lage des Körpers in der Vakuole ist sehr variabel. Nie liegt er ganz frei in derselben. Wenn er nicht, wie oben beschrieben, durch feine, an verschiedenen Stellen der Vakuolenwand angeheftete Stränge aufgehängt ist (Fig. 12), so liegt er mit einer Seite den chromatischen Kernresten an, oder sogar zum Teil in einer Ausbuchtung derselben versteckt (Fig. 1).

Eine zarte Membran umgibt den Inhalt, der je nach der Größe des Körpers ein verschiedenes Bild darbietet. In den kleineren findet sich ein dunkelblau gefärbtes Korn (Fig. 1), von dem sich meist nachweisen läßt, daß es nicht in der Mitte, sondern an der Membran liegt. Oft lehrt das der direkte Augenschein, in den übrigen Fällen läßt es sich aus der Mikrometereinstellung mit einiger Wahrscheinlichkeit schließen. Etwas größere Stadien enthalten zwei und mehr solcher stark gefärbter Körner, von deren Lage an der Membran dasselbe gilt, wie von dem zuerst aufgetretenen (vergl. die Tafeln). Es fällt dabei auf, daß das eine dunkle Korn der kleinsten Stadien stets etwa den doppelten Durchmesser der größten der vielen Körner in älteren Stadien hat. Auch die vielen Körner in den größeren Körpern sind nicht alle von gleichem Durchmesser, aber die Differenzen sind nicht erheblich. Charakteristisch für alle ist ihre periphere Lage an der Membran, die sich in diesen Stadien mit aller Sicherheit durch die Mikrometerschraube feststellen läßt. Die größten blauen Körper (Fig. 1) zeigen nur sehr selten eine regelmäßige Kugelgestalt (Fig. 27 a, b), fast immer haben sie Formen, die den Phasen einer metabolischen Bewegung ähnlich sind, wie sie bei Euglenen und vielen anderen Flagellaten vorkommt. In diesen größten Stadien habe ich zehn bis vierzehn blaue Körner gezählt, doch hier sind Irrtümer durch Verzählen leicht möglich. Diese Körner sind nun fast gleich groß. Die ältesten Stadien habe ich auch neben in Degeneration verfallenen Kernen gefunden. Eine Figur (Fig. 1, rechts) läßt einen solchen Körper erkennen, der im Begriff ist, die Höhle des Kerns zu verlassen, ohne daß man dabei auf den Gedanken kommen könnte, daß irgend welche Kontraktionsvorgänge am Kern das treibende Agens bildeten.

Außer den geschilderten unter dem Mikroskop leicht in die

Augen fallenden Formen findet man bei genauer Durchmusterung noch eine große Zahl anderer, weniger auffälliger Bilder, die aber durch alle möglichen Übergänge mit den besprochenen verbunden und in dieselbe Erscheinungsreihe zu rechnen sind. Weniger auffällig sind sie in erster Linie deshalb, weil die Degenerationserscheinungen des Kerns weniger vorgeschrittene sind (Fig. 2, 3, 16 a—i). Figur 16 ergänzt die bisherige Darstellung fast vollständig. Der Kern *a* der Figur 16 zeigt zum Teil noch Strukturen, welche dem im Präparat danebenliegenden normalen Kerne, z. B. Fig. 16 *k*, ähnlich sind. Nur an zwei Stellen sind deutliche Veränderungen wahrzunehmen; im Bereich der einen liegt der kleine blaue Körper. Die chromatische Kernsubstanz ist dort in lauter feine Körnchen zerfallen, die teilweise schon zu mehreren zusammengebacken sind. Der blaue Körper liegt hier nicht in einer kleinen Höhle (wie in Fig. 2), die als eine weitere Folge des Zusammenbackens der Zerfallsprodukte anzusehen ist. Figur 16 *b* zeigt einen Fortschritt im Degenerationsprozeß. Die Körnchen haben sich an der Kernmembran an zwei Stellen angesammelt und sind hier zum Teil zu einem dicken, undurchsichtigen Klumpen zusammengebacken, während in dem übrigen Raum, indem hier vier blaue Körper liegen, nur noch wenig chromatische Kernsubstanz in Form von Körnchen übrig geblieben ist. In den Figuren 3 und 16 *c—h* ist dieser Vorgang weiter zu verfolgen. Die Figuren *f—i* vermitteln den Anschluß an die in Figur 1 dargestellten Stadien und entsprechen HERMANN's Zeichnungen Fig. 48—50.

Die Lage und Gestaltung der zuerst zusammengebackenen Massen steht zu der der blauen Körper in engster Beziehung. Denkt man sich um jeden derselben innerhalb der Kernmembran eine kleine Kugel, so liegen die dichter zusammengeballten Massen in den Zwischenräumen, welche im Kern dann noch übrig bleiben. Und wenn viele blaue Körper in einem Kern sind, verleiht ihm das ein sehr charakteristisches Aussehen.

Beobachtet man kleine im Süßwasser lebende Infusorien, namentlich gewisse in faulendem Wasser oft massenhaft vorkommende Heteromastigoden, die sich mit einer Geißel an einer Unterlage anheften und mit Hilfe der anderen pendelnde und zuckende Bewegungen machen, so bemerkt man, daß unbewegliche Bakterien und Detrituskörnchen durch dieselben aufgewirbelt werden und erst außerhalb des Bereichs der kleinen Zelle wieder zur Ruhe gelangen. Nach einiger Zeit befindet sich der Flagellat

in der Mitte eines Walles von angehäuften Körnchen, in dessen Innerem nur wenige übrig geblieben sind. Sind diese kleinen Flagellaten einigermaßen dicht nebeneinander, so erhält man Bilder, welche in ihrer Anordnung mit den hier gezeichneten optischen Durchschnitten der Hodenzellkerne eine gewisse Ähnlichkeit haben.

Dort liegt der mechanische Effekt der Bewegungen des Flagellaten vor, hier liegt es nahe, aus der ähnlichen Wirkung auf ähnliche Ursachen zu schließen.

Liegen einmal größere Massen zusammengeballt an einer Stelle fest, wie in Fig. 16 *e* bis *h* und Fig. 1, so sind diese Beziehungen nicht überall mehr so deutlich zu erkennen, da nun noch andere Momente, das Verkleben und Verschmelzen der Körnchen zu einer homogenen Masse, hinzutreten. Der schließliche Endeffekt ist, daß der blaue Körper in einer je nach den Verhältnissen verschieden großen Vakuole liegt, die meist noch kleine Reste von körnig degenerierter chromatischer Substanz enthält. An einem oder mehreren Teilen der Vakuolenwand befinden sich die chromatischen Schollen, die bisweilen die von HERMANN beschriebene, den Brocken von Thalamophoren-Schalen ähnliche Gestalt haben (Fig. 16 *h*, Fig. 23, HERMANN's Figuren 48 und 50). Nur in ganz vorgeschrittenen Stadien der Degeneration treten diese Formen auf. Sie stehen nicht unvermittelt neben den noch kompakteren Kugelsegmenten, wie sie in Fig. 1 abgebildet sind. Das in Fig. 16 *i* gezeichnete Bruchstück zeigt einen interessanten Übergang. Von der konvexen Fläche gesehen, bemerkt man, daß einige runde Stellen nach der Mitte zunehmend durchscheinend sind. Und beim Gebrauch der Mikrometerschraube kann man feststellen, daß sie hohlen halbkugeligen Einsenkungen in die Masse von der konkaven, also Vakuolenseite aus entsprechen. Nicht immer sind diese hellen Stellen kreisrund, bisweilen oval, und noch unregelmäßiger. Denkt man sich dies als einen fortschreitenden Prozeß, so sind die in Fig. 16 *h* und Fig. 23 dargestellten Formen als weitere Folgezustände leicht verständlich. Man könnte alle gewünschten Übergänge aus den Präparaten zusammenstellen. Zwischen der Größe und Gestalt dieser hohlen Einsenkungen (die weiterhin zu Löchern und Ausschnitten werden), und der der blauen Körper bestehen bestimmte Beziehungen: das eine ist der Ausguß des anderen. Und die Vermutung, daß diese Einsenkungen und Löcher die Lücken sind, in denen der fragliche blaue Körper einmal gelegen hat, erhält durch die Beobachtung,

daß er, wie oben erwähnt, thatsächlich bisweilen in solchen Lücken liegt (Fig. 1, 6, 22, 24), eine weitere Bekräftigung.

Ist nun vielleicht der blaue Körper ein zu selbständigen Bewegungen befähigter Organismus und repräsentiert er die aktive Ursache für diese Veränderungen des Kerns?

Überblickt man kurz noch einmal die verschiedenen Stadien der Kerndegeneration an der Hand der Figuren, so ist eine Tatsache vor allen anderen bemerkenswert: daß nämlich mit der fortschreitenden Degeneration der Kernsubstanz im allgemeinen ein Wachstum und eine weitere Differenzierung des blauen Körpers einhergeht.

Fig. 16 *a* zeigt eins der jüngsten Entwicklungsstadien desselben, *b*, *c*, *d* etwas vorgeschrittenere. Jeder der drei Kerne enthält mehrere blaue Körper; nur die ungefähr in einem optischen Querschnitt gelegenen habe ich gezeichnet.

Die Entwicklung des großen blauen Körpers in Fig. 16 *e* könnte man sich nun nach den Fig. *c*, *d*, *f*, *e* so denken, daß derselbe durch Verschmelzung von mehreren oder doch zweien in *c* oder *d* entstände. Dagegen ließen sich indessen triftige Gründe vorbringen. Man müßte unter so vielen Stadien doch einmal einen Übergang finden, oder wenn das nicht, so müßte man wenigstens die Bestandteile zweier oder mehrerer kleiner Körper in den größeren wiederfinden. Die kleinen Körper in *b*, *c* und *d* (Fig. 16) enthalten, wie schon oben beschrieben, jeder ein dunkler blau gefärbtes Korn von etwa  $0,8 - 1,0 \mu$  Durchmesser. Diese zuerst auftretenden Körner sind alle nahezu gleich groß und um mehrere Mikromillimeter im Durchmesser größer, als diejenigen der späteren Stadien, welche mehrere solcher dunkelblau gefärbter Körner enthalten. Entstünden die größeren Körper durch Verschmelzung von zwei oder mehr kleinen, welche wie in Fig. *c* je ein Korn enthalten, so müßte man in großer Zahl Stadien finden, welche doppelt oder mehrmal so groß, wie die Körper in *c* sind und zwei oder mehr gleich große Körner von etwa  $0,8 - 1,0 \mu$  Durchmesser enthalten. Findet man in einem blauen Körper zwei oder mehr Körner, die nicht allzu beträchtliche Größendifferenzen aufweisen, die aber dann immer kleiner sind, als  $0,8 \mu$ , so bemerkt man an der Membran fast immer noch ein oder mehrere andere kleine in der Entstehung begriffene. Diese Erscheinung ist auf diese Weise auch nicht abzuleiten.

Etwas mehr Wahrscheinlichkeit hat für den ersten Augenblick der Gedanke, daß vielleicht die vielen kleinen Körper durch

Teilung eines größeren (wie in *e* oder *h* Fig. 16) entstehen, daß also die Reihenfolge umzukehren wäre. Indessen dies stimmt mit der aus den Stadien der Kernveränderung abzuleitenden zeitlichen Aufeinanderfolge nicht. Auch die Anordnung der dunklen Körner würde zu ähnlichen Schwierigkeiten, wie bei Erklärungsversuchen durch Verschmelzung führen. Ferner ist die Verschiedenheit der Zahl und Größe der blauen Körper in einem Kern so groß, daß sie sich nur schwer aus Teilung allein ableiten ließe. Sie erscheint zunächst als etwas rein Zufälliges. Dazu kommt noch, daß man dafür nirgends Belege durch Übergangsstadien findet, in Gestalt von eingeschnürten oder doch einander noch anliegenden Körpern.

So bleibt also nichts übrig, als jeden blauen Körper als Stadium eines sich selbständig entwickelnden Organismus aufzufassen, der von den kleineren in Fig. 16 *a* und *b* abgebildeten bis zu den größten Formen in Fig. 1 ohne Teilung oder Verschmelzung mit anderen heranwächst, während zugleich sein Wohnort, der Kern, einer fortschreitenden Zerstörung verfällt.

Das ist das Charakteristische des Lebenslaufes einer bestimmten Art von Organismen: HERMANN'S achromatische Kugel ist ein Parasit.

Nur noch wenige Ergänzungen brauche ich hinzuzufügen, um das Bild zu vervollständigen. Außer dem in Fig. 16 *a* gezeichneten Stadium stellen Fig. 9 und 10 zwei Kerne kurz nach der Infektion mit einem Parasiten dar. Fig. 9 zeigt noch vollständig die normalen Strukturen eines Kernes, der sich zur Karyokinese vorbereitet. An einer Stelle (rechts oben) ist ein runder Fleck, der die feinen chromatinarmen Verbindungsfäden zwischen den dicken, hier im optischen Querschnitt gezeichneten chromatischen Strängen vermissen läßt, und unten befindet sich in einer homologen Lage ein sehr kleiner (etwa von  $0,3 \mu$  Durchmesser) blau gefärbter Keim. Der runde Fleck ist wohl als eine Lücke, durch die der Parasit bei seiner ersten Wanderung im Kern hindurchgegangen ist, als die erste Spur seines Zerstörungswerkes aufzufassen. In Fig. 10 zeigt der Kern schon hochgradigere Veränderungen. Nur in dem linken Viertel sind noch die Reste einer an das Normale erinnernden Struktur zu erkennen, während im übrigen Kern die Zerbröckelung und der körnige Zerfall begonnen hat.

Viel schneller und durchgreifender erfolgt der Zerfall der Kernsubstanz, wenn eine vielfache Infektion, wie sie Fig. 3 darstellt, erfolgt. Dieser Kern enthält etwa zwölf (nur neun sind

gezeichnet) solcher kleiner Keime, von denen einige an Größe schon zugenommen haben. Die Verschiedenheiten in der Form, die sie aufweisen, stehen mit der Annahme, daß sie zu einer amöboiden oder metabolischen Bewegung fähig sind, gut im Einklang. Später findet man nur selten mehr als einen, höchstens zwei Parasiten in einem Kern. Auch in diesen kleinen Verhältnissen scheint der Kampf ums Dasein ein harter zu sein. Sie dulden einander nicht, einer behält die Oberhand, die anderen werden verdrängt. Ob sie gezwungen werden, auszuwandern und sich in einem anderen Kern ein neues Feld der Thätigkeit zu suchen, oder ob sie zu Grunde gehen, war nicht mit Sicherheit festzustellen. Ein nachträgliches Auswandern und Einwandern in einen zweiten Kern scheint mir sehr wahrscheinlich zu sein, da man nicht selten Kerne findet, die noch keine hochgradigen Degenerationserscheinungen darbieten, aber einen Parasiten enthalten, der in seiner Entwicklung schon sehr weit vorgeschritten ist (Fig. 27). Hätte derselbe seine ganze Entwicklung in demselben Kern durchgemacht, so müßte man nach dem Vergleich weiter vorgeschrittene Veränderungen im Kern erwarten.

Die jüngsten Parasiten lassen in ihrem Inneren bei den angewandten Vergrößerungen keinerlei Differenzierungen erkennen (Fig. 3, 9, 10, 16 a, 20, 21). Erst in etwas älteren Stadien tritt ein dunkler gefärbtes Korn auf, das anfangs fast den ganzen Körper ausfüllt. Über seine Lage an der Membran ist schon Genaueres mitgeteilt. In welchem Verhältnis die später auftretenden Körner zu diesem ersten stehen, darüber habe ich keine vollkommene Klarheit gewinnen können. Da dies doppelt so groß ist, wie die späteren, so liegt es nahe, an Teilung derselben zu denken. Dann müßte man Teilungsstadien und etwas größere Formen finden, in denen zwei gleich große Körner ungefähr von den halben Dimensionen des ersten vorhanden sind. Statt dessen findet man in den in Betracht kommenden etwas älteren Parasiten neben dem größeren Korn ein winzig kleines, das heranwächst, während an einer anderen Stelle ein weiteres auftritt. Auch eine der Sprossung ähnliche Vermehrung vom älteren Korn aus ist deshalb sehr unwahrscheinlich, weil die kleinsten wahrnehmbaren Anfänge eines jungen Kornes stets in einiger Entfernung von allen anderen als kleines dunkelblaues Pünktchen an der Membran auftauchen. In den älteren Stadien findet man kein Korn, dessen Durchmesser die Größe von  $0,6 \mu$  überschritte. Ob das erste groß sich sekundär verkleinert oder gar ganz verschwindet, oder ob nicht vielleicht

doch etwas einer Teilung gleichwertiges stattfindet, vermochte ich nicht festzustellen.

Was bedeuten nun diese blauen Körner im Parasiten? An Gestalt wie an Größe stimmen sie genau mit den kleinsten blauen Körpern der jüngsten Infektionsstadien überein. Wenn sich nachweisen läßt, daß sie nach vollendeter Entwicklung den Parasiten verlassen und in neue Kerne einwandern, so sind sie als Infektionskeime, als Sporen aufzufassen. In der That ist dafür mancherlei geltend zu machen. In Kernen, welche die hochgradigsten Veränderungen zeigen, findet man nicht selten blaue Körper, welche sich von den größten Formen des Parasiten nur dadurch unterscheiden, daß an Stelle der blauen Körnchen eine Anzahl Löcher vorhanden ist, und daß sie eine weniger intensive Färbung darbieten (Fig. 24, 8 a, b, c, d, e). Und in der Umgebung derselben bemerkt man dann eine ganz massenhafte Infektion der Kerne. Fig. 3 zeigt einen solchen Kern: er ist aus einer ähnlichen Gruppe gezeichnet, wie sie Fig. 16 darstellt. Oft lassen sich diese Verhältnisse auf einem Schnitt nicht feststellen. Verfolgt man aber dieselbe Stelle in Serien, so gelingt es nicht selten, den von den Sporen verlassenen, vielfach durchlöcherten schlaffen Sack als Ausgangspunkt der jungen Infektion nachzuweisen. Allerdings nicht immer; denn nachdem einmal die Sporen ausgewandert sind, zerfällt er sehr schnell, verliert an Färbbarkeit und ist dann von den umliegenden Resten der zerfallenen Zelle nicht mehr mit Sicherheit zu unterscheiden. Das hat auch HERMANN an seiner achromatischen Kugel beobachtet.

Über die Verbreitung dieser Degenerationserscheinung macht FLEMMING einige Angaben. Er fand in Cysten (l. c. S. 447) mit ruhenden Kernen oft fast die Hälfte auf die beschriebene Weise verändert, während in Cysten mit in Vermehrung begriffenen nur vereinzelte befallen waren. HERMANN (l. c. S. 101) sah sie nie in solchen Cysten, in denen die Umbildung der Spermatiden in Spermatozooten erfolgt, und bestätigt im übrigen den Befund FLEMMING's.

Auch ich habe von dem Parasiten infizierte und in Degeneration begriffene Kerne vorwiegend in Cysten, deren übrige Kerne in Ruhe waren, gefunden. Doch zeigten sich sehr selten auch Cysten mit in Karyokinese begriffenen Kernen befallen, und einige Male nicht weniger massenhaft als die anderen. Das bietet dann ein sehr buntes Bild, je nach der Teilungsphase, in welcher der Kern erkrankt ist (Fig. 9 und 14). Hier unterscheidet sich

die Form der Degeneration in einem Punkte von der früher beschriebenen. Während dort sehr bald das ganze Kerngerüst in chromatische Körnchen verwandelt wird, bleiben hier Teile, welche außerhalb des Bereiches des Parasiten gelegen sind, noch lange erhalten; an diesen Stellen sind dann noch annähernd normale Fäden und Schleifen zu erkennen. Fig. 14 zeigt einige solche Fäden, zum Teil im optischen Querschnitt, an der Peripherie einer dünnen, durch zusammengebackene, zerfallene Kerureste gebildeten Vakuolenwand. Das deutet auf eine größere Unabhängigkeit der einzelnen Teile des Kerns in der Karyokinese hin. Weitere Einzelheiten sind leicht abzuleiten und erfordern keine genauere Darstellung.

Das beweist, daß die in Kernteilung begriffenen Zellen an sich nicht vor der Infektion geschützt sind.

Die Thatsache nun, daß Cysten mit in Kernteilung begriffenen Spermatocyten wenige befallene Kerne zeigen, scheint sich mir zum Teil wenigstens auf folgende Weise befriedigend zu erklären. Schon oben habe ich mit großer Wahrscheinlichkeit zeigen können, daß massenhafte an einem Ort in einer ruhenden Cyste in Form eines kleinen Herdes zusammengedrückte Kerndegenerationen, deren Parasiten ungefähr in gleichem Entwicklungsstadium sind, von einem oder wenigen erkrankten Kernen, in denen zuerst ein Parasit seine ganze Entwicklung bis zum Freiwerden der Sporen durchgemacht hat, ausgegangen sind. Solche Degenerationsherde sind stets mit einem Bindegewebsseptum begrenzt. Dieses scheint dem Durchwandern der kleinen Sporen und so dem Weiterumsichgreifen über die Grenzen eines Septums hinaus erhebliche Schwierigkeiten in den Weg zu setzen.

Ob die erste Infektion eines oder weniger Kerne einer Cyste dadurch erfolgt, daß es doch ab und zu einmal einer Spore gelingt, durch das Bindegewebsseptum hindurch in eine neue Cyste zu gelangen, oder ob einzelne Keime auf dem Wege der Blut- oder Lymphbahnen vom Darm aus in den Hoden gelangt, ist nicht zu entscheiden gewesen. Daß Sporen auch in das Bindegewebe gelangen, kann daraus entnommen werden, daß man, wenn auch sehr selten, Bindegewebskerne (Fig. 15) infiziert findet. Für die Möglichkeit einer Infektion auf dem Wege der Blutbahn vom Darm aus durch weiße Blutkörperchen werde ich weiter unten, im III. Abschnitt, einiges aufführen.

Trifft nun eine solche Infektion von einem oder wenigen Kernen eine Cyste, deren Zellen in lebhafter Teilung begriffen sind, so werden die infizierten an ihrer Weiterentwicklung gehindert,



während die übrigen sich weitervermehren und dadurch den Prozentsatz der infizierten Kerne in einer Cyste in der Folge schnell herabsetzen. Ja, wenn Zellteilung und endliche Samenbildung durch Zerfall der Spermatiden in Spermatozoen schneller erfolgt, als die Entwicklung des Parasiten, so wird die erkrankte Zelle abgestoßen, bevor die Sporen frei geworden sind, und eine weitere Infektion hat stattfinden können. In den mit Sperma gefüllten Hodencysten und -kanälchen findet man Reste degenerierter Kerne und den Parasiten unter den Spermatozoen nicht selten.

Ganz anders die Cysten, deren Kerne längere Zeit in Ruhe verharren. Hier entwickelt der Parasit ungestört seine Sporen, die umliegenden Kerne werden ergriffen, in ihnen entwickeln sich wieder Sporen, und es wird nach und nach die ganze Cyste infiziert, auch die Follikelzellen bleiben nicht verschont, sie verfallen ebenfalls dem Untergang. Ein Detritus, der noch einige Zellen- und Kernreste erkennen läßt, ist das Endprodukt des Prozesses<sup>1)</sup>.

Außer an den in Samenbildung begriffenen Hodenabschnitten habe ich den Parasiten auch in den Teilen gefunden, aus denen die Regeneration erfolgt, nachdem die Cysten die gebildeten Spermatozoen abgegeben haben und obliteriert sind. Sie haben die Struktur einer noch indifferenten embryonalen Keimdrüse. Die großen, den Ureiern ähnlichen Spermatogonien sind von einer einschichtigen Lage von Follikelzellen umgeben, die einer bindegewebigen Hülle anliegen. Sowohl Follikelzellen als Spermatogonien werden befallen (Fig. 17, 19–28). Man findet hier im wesentlichen dieselben Degenerationsformen am Kern wieder, wie sie aus den übrigen Teilen des Hodens bekannt sind. Die geringen Abweichungen namentlich der ersten Stadien der Follikelzellen erklären sich wohl aus der besonderen Beschaffenheit der Kernstruktur. Fig. 20 zeigt den erkrankten Kern einer Follikelzelle in einem auf der Längsachse (s. Fig. 27 die Follikelzellkerne) senkrechten optischen Querschnitt, Fig. 17 einen zweiten in anderer Ansicht. Haben die Sporen ihre Bildungsstätte verlassen, so findet man nur noch die ausgehöhlten Kerne, oft in ihnen noch ein paar Sporen (Fig. 19) oder andere Überbleibsel des alten Parasiten (Fig. 24). Die chromatischen Kernreste, die auch hier, wahrscheinlich durch die Bewegungen des Parasiten, an die erhalten gebliebene Kernmembran geknetet werden, schrumpfen, lösen sich

---

1) Bisweilen geraten in einem Degenerationsherd rote homogene Brocken in das Protoplasma noch unversehrter Zellen. Dann findet man Bilder wie Fig. 18, Taf. XX.

später zum Teil wieder von ihr ab und sinken zu unregelmäßigen Klumpen zusammen. HERMANN faßt, wie schon oben vermerkt, das als eine Kontraktionserscheinung auf, unter deren Druck die achromatische Kugel ausgepreßt und in das Protoplasma hineingeschleudert wird. Mit dieser Erklärung kann ich nicht übereinstimmen.

Auf solchen Kernresten liegen oft eigentümliche Krystalle (Fig. 24), die zu dem Degenerationsprozeß in Beziehung zu stehen scheinen. Anderswo sind sie mir nicht aufgefallen. Man findet sie in verschiedenen Größen, die größten immer in den letzten Resten eines zerfallenen Kernes, kleinere schon in früheren Degenerationsstadien. Die kleinsten zeigten an einigen Stellen Molekularbewegung.

Als schließliches Endprodukt des ganzen Prozesses findet man unregelmäßige Schollen, die noch von Follikelzellen umgeben sein können (Fig. 28), wenn diese nicht auch infiziert werden. Ist dies der Fall, so erhält man Bilder wie Fig. 17. In einem von Bindegewebe umgebenen Lumen, das seinen Beleg von Follikelzellen nur noch zum Teil besitzt, liegen unregelmäßige Zell- und Kernreste, die eine gelbe Färbung zeigen, unter ihnen ein erkrankter Follikelzellkern, der aus seinem Verbande losgerissen ist.

Die Anordnung unterscheidet sich von der in den sperma-bildenden Hodenteilen sehr wesentlich; ich habe nämlich nie solche Herde gefunden, wie sie dort sehr gewöhnlich sind, und sehr selten frische Infektion eines unverletzten Spermatogonien-Kernes durch Sporen und Folgen derselben, den körnigen Zerfall. Jüngste Keimformen findet man häufig in Kernen, welche ihre vorgeschrittenen Veränderungen unmöglich allein der Thätigkeit dieser verdanken können (Fig. 19, 21), oder in Follikelzellkernen (Fig. 20). Zeigten Spermatogonien den nach meiner früheren Beschreibung als Anfang des Degenerationsprozesses aufzufassenden körnigen Zerfall (Fig. 16), so enthielten sie einen Parasiten, der sich fast zur Sporenreife entwickelt hatte (Fig. 27), der also seine ganze Entwicklung unmöglich in diesem einen Kerne durchgemacht haben konnte, sondern erst in einem verhältnismäßig vorgeschrittenen Stadium seiner Entwicklung eingewandert sein mußte.

Wo bleiben nun aber die vielen neu gebildeten Sporen? Kämen sie alle zur Entwicklung, so müßte man eine viel beträchtlichere Ausdehnung der Erkrankung erwarten. Also müssen wohl viele zu Grunde gehen. Das hat gewiß zum Teil seinen Grund darin, daß jede Spermatogonie von einer Bindegewebshülle umgeben ist, die den Sporen das Durchdringen zu anderen erschwert. Aber auch wenn trotzdem die Einwanderung in einen neuen Spermatogonien-

kern erfolgt ist, kann, wie ich vermute, noch ein Absterben des Parasiten erfolgen. Für diese Annahme scheint mir folgender Befund zu sprechen. In der Nähe durch den Parasiten vernichteter Zellen findet man viele Kerne, welche eine Vakuole haben, in dieser befindet sich, meist der Wand lose anliegend, ein kleiner blauer Körper (Fig. 26), dessen Größe und Form mit jungen Entwicklungsstadien des Parasiten übereinstimmt, er ist nur viel schwächer gefärbt. Wäre dies ein Kernkörperchen, so müßte man eine andere Lage finden und erwarten, daß in Kernen mit sonst ganz gleicher Kernstruktur überall etwas ähnliches zu finden wäre. Wäre es aber ein lebenskräftiger Keim, so stände das mit den Kernstrukturen nicht im Einklang. Sie lassen den körnigen Zerfall, der sonst sehr bald nach der Infektion, wenigstens in einem Teil des Kerns erfolgt, ganz vermissen. Ist die Annahme richtig, daß diese blauen Körper Stadien des beschriebenen Parasiten sind, so würde die geringere Färbbarkeit als ein Zeichen des beginnenden Absterbens aufzufassen sein, welches erfolgt, bevor eine ausgedehntere Degeneration der Kernsubstanz Platz gegriffen hat<sup>1)</sup>. Vielleicht steht damit die frühzeitige Bildung einer geschlossenen Vakuole, in der der Parasit abgekapselt wird, in Zusammenhang. Die jungen Infektionsstadien in den Spermatocyten (Fig. 16 a—d) und die anderen Zellen (Fig. 15, 17) zeigen noch nichts von einer Vakuolenbildung, sondern der Parasit liegt frei zwischen den Körnchen des zerfallenen Kerninhaltes. Auch in Spermatocyten findet man bisweilen Erscheinungen, die an die eben von Spermatogonien beschriebenen erinnern: Vakuolen mit frei liegenden, kleinen, blaß-blauen Körperchen, die sonstigen Strukturen annähernd normal. Hier sind sie aber viel seltener.

Die Spermatogonienkerne sind also, wenn diese Auffassung richtig ist, imstande, die parasitären Eindringlinge jüngsten Stadiums in sich abzutöten und sich dadurch vor dem Zerfall zu schützen. Das ist dann der Hauptgrund dafür, daß man hier so außerordentlich selten junge Parasiten in kräftiger Entwicklung findet. Nur ältere, schon in einem anderen Kern kräftig gediehene vermögen in den Spermatogonien ihr Zerstörungswerk durchzu-

---

1) Es kommen in den Kernen von Spermatogonien außer den Formen, die mit einiger Wahrscheinlichkeit als zum Parasiten gehörig angesehen werden können, noch eine ganze Reihe anderer Gebilde vor, welche nicht als normale zu betrachten sind, deren Beziehung zum Parasiten aber ebensowenig sichergestellt werden kann, z. B. Fig. 18, Taf. XX.

setzen. Bei den Spermatiden ist diese Immunität fast ganz verloren gegangen. Daher sind sie vorwiegend der Sitz der Erkrankung. Indessen für diese Deutung kann ich nur die wenigen unzureichenden Thatsachen zur Stütze herbeiziehen; und ich will sie als nichts mehr als eine im Bereich der Möglichkeit stehende Vermutung aufgefaßt wissen, die wohl am nächsten liegt.

Daß aber der ganze Prozeß als ein pathologischer aufzufassen ist und nichts mit physiologischen Zerfalls- und Resorptionsvorgängen an Zellen, wie sie vielfach beschrieben sind, zu thun hat, daran scheint mir ein Zweifel nicht mehr möglich zu sein.

---

## II. Frühere Untersuchungen über ähnliche Vorgänge am Darmepithel von *Salamandra maculosa*. — Kritische Bemerkungen.

Ist nun in dem dargestellten Entwicklungszyklus ein neuer, bisher unbeschriebener Parasit gefunden? Die Ähnlichkeit mit einem anderen schon bekannten, gerade auch im Salamander lebenden, kernfressenden Parasiten erscheint im ersten Augenblick sehr groß, aber bei genauerer Betrachtung tritt sie gegenüber den Unterschieden ganz zurück. R. HEIDENHAIN hat diesen zuerst entdeckten Kernparasiten abgebildet<sup>1)</sup> und in seinen wichtigsten Formen dargestellt. Eine eingehendere Arbeit über denselben wurde durch STEINHAUS geliefert<sup>2)</sup>. Beide kommen, von wenigen Punkten abgesehen, zu übereinstimmenden Resultaten. Der Parasit ist eine Zelle mit Kern und Kernkörperchen, deren Kern sich wiederholt, nach STEINHAUS durch eine modifizierte Karyokinese, teilt. Die Zelle zerfällt dann in Sicheln, deren jede einen Kern enthält; diese Sicheln wandern von neuem in andere Kerne ein.

HEIDENHAIN hat eine Zeichnung (Tafel XXI, Fig. 16 b) gegeben, welche zu seiner summarischen Beschreibung [Seite 23 und 24 l. c.<sup>1)</sup>], wie STEINHAUS gezeigt hat [Seite 177 und 178 l. c.<sup>2)</sup>], nicht ganz paßt. Er stellt sie als ein junges Stadium des Parasiten dar. Der fragliche Kern enthält hier kein Kernkörperchen. Diese Zeichnung hat große Ähnlichkeit mit mehreren

---

1) PRÜTZER's Archiv, Supplementheft des XLIII. Bandes, 1888, Tafel II, Fig. 16 a—e.

2) Archiv für pathol. Anatomie und Physiologie, Bd. 115, 1889, S. 176—185, Taf. V.

Figuren, welche STEINHAUS in einer anderen, etwas früheren Arbeit über das Darmepithel des Salamanders giebt <sup>1)</sup>. HEIDENHAIN hält diese letzteren für Jugendstadien des von ihm beschriebenen Parasiten. STEINHAUS weist diesen Vorwurf zurück und hält daran fest, daß diese Formen einem ganz anderen Cyclus angehören, den er in der genannten Arbeit <sup>2)</sup> „Über Kernmetamorphose und indirekte Knospung“ darstellt. Danach sind in den Kernen des Darmepithels von *Salamandra maculosa* zwei Arten von Kernkörperchen zu unterscheiden, hämatoxylinophile Karyosomen und safranophile Plasmosomen. Diese vermehren sich durch Teilung und entfernen sich dann durch aktive Bewegung voneinander. In gewissen Kernen treten als erstes Symptom in dieser Reihe von Veränderungen sehr viele solcher Körperchen auf; daran schließen sich weitere eigentümliche Vorgänge an. An einer Stelle des Kerns entwickelt sich ein Bezirk, welcher sich nur noch sehr schwach färbt. Er soll dadurch entstehen, daß die chromatische Substanz sich in der achromatischen löst (p. 70). Nur die Kernkörperchen bleiben erhalten und geraten, wenn die äußere Wand der Hyalosphäre, wie STEINHAUS diese Erscheinung benennt, verschwindet, in das Zellprotoplasma. Die Plasmosomen können dort sowohl durch Imbibition als durch Vermehrung ihrer chromatischen Substanz wachsen, was aus der verschieden intensiven Färbbarkeit durch Safranin folgen soll.

Liegt nun ein safranophiles Kernkörperchen allein im Protoplasma, so geht es, auch wenn es anfangs an Größe zugenommen hat, nach einiger Zeit zu Grunde. Ist es aber mit einem Karyosomen, einem hämatoxylinophilen Körperchen gepaart, so wird es von diesem letzteren, das zugleich seine Färbbarkeit zur Safranophilie ändert, umwachsen, beide nehmen an Volumen zu, namentlich das letztere. Schließlich wird aus diesem wieder das hämatoxylinophile chromatische Gerüst eines neuen Kernes gebildet. Der alte Kern, in dem die Hyalosphäre sich entwickelt, zerfällt und verschwindet, ein neuer ist auf dem Wege der „gemination indirecte“, wie STEINHAUS diesen Vorgang bezeichnet, entstanden.

Diese nicht direkt beobachtete, sondern nur aus den im Präparat nebeneinander liegenden Formen kombinierte Darstellung wird der Leser wohl kaum ohne einiges Bedenken aufnehmen

1) Archives de Physiologie, 4. Sér., II, 1888, pl. 2, 3, fig. 16, 18, 20, 25, 36.

2) Archives de Physiologie l. c.

können. Dieses Gefühl scheint auch der Autor gehabt zu haben. Denn er macht sich selbst eine große Zahl von naheliegenden Einwänden. Auch an die Möglichkeit, daß Parasiten im Spiel sein könnten, hat er gedacht; er glaubt sie aber ausschließen oder doch als sehr unwahrscheinlich hinstellen zu können<sup>1)</sup>:

„Avant tout, ni les formes figures 38—42 ni les formes figures 31—32 ne peuvent être des parasites: les premières sont des noyaux, les dernières des nucléoles, et personne n'en doutera. Mais pour les formes intermédiaires (fig. 33—37 et fig. 17—27), pour celles-là peut-être pourrait-on trouver des analogies lointaines avec des parasites unicellulaires, endocellulaires (par exemple avec des coccidies). Acceptons ce point de vue, et voyons si aucune difficulté ne surgit. Les formes figures 17—27 et 33—37 sont toutes très ressemblantes; est-il possible que, dans une quinzaine de salamandres tuées l'une après l'autre dans un laps de temps de plus de six mois, on ne trouve d'autres stades du développement du parasite, si c'en est un, que celui-ci?“ „Pourquoi toutes ces formations extranucléaires sont-elles rares chez les animaux tenus à jeun, et pourquoi surgissent-elles en masse chez les animaux nourris et pilocarpinisés?“ Alles das soll dagegen sprechen.

HEIDENHAIN erklärte trotzdem, daß Jugendstadien des von ihm gefundenen Parasiten in der Arbeit von STEINHAUS abgebildet seien. HEIDENHAIN ist wohl auf diese ihm bei seinen sonstigen großen Untersuchungen zu unbedeutend erscheinende Sache nicht weiter eingegangen, wenigstens habe ich eine Erwiderung auf die Entgegnung von STEINHAUS nicht gefunden. Sonst würde er wahrscheinlich schon durch die Darstellung des Parasiten, wie sie STEINHAUS giebt<sup>2)</sup>, die weitere Vermutung geschöpft haben, daß nicht alles in dessen Anschauungen in gutem Einklang ist.

Betrachtet man nämlich die Abbildungen von STEINHAUS<sup>3)</sup> (Tafel V Fig. 1—10), so muß das außerordentlich wechselnde Verhältnis zwischen Kern und Protoplasma des Parasiten sofort auffallen. Fig. 5 zeigt den Kern mit riesigem Protoplasmaleib; STEINHAUS sagt (Seite 179): „Endlich kommt es dazu, daß vom Wirtkerne nur noch die Membran intakt bleibt, alles Übrige ist vom Parasiten verzehrt worden, und er liegt jetzt, von der Kernmembran umschlossen, an Stelle des früheren Zellkerns“. Also

1) Archives de Physiologie, 4. Série, II, 1888, p. 74.

2) l. c.

3) Archiv für pathol. Anatomie und Physiologie, 1889.

über seine Auffassung kann kein Zweifel sein. Die rote, grob granulierten Masse, in welcher der runde blaue Körper mit dem roten Körnchen liegt, soll den Protoplasmaleib, der blaue Körper den Kern, das rote Körnchen das Kernkörperchen des Parasiten vorstellen. Fig. 2—4 wären als verschiedene Stadien aufzufassen, in denen sich das Wachstum desselben durch allmähliche Zunahme seines Protoplasmas charakterisiert. In Fig. 1 umgibt den Kern fast gar kein Protoplasma; der Parasit scheint hier in einer kleinen Höhle zu liegen. Von da bis Figur 5 wären die Differenzen im Verhältnis von Kern und Protoplasma selbst für einen Parasiten doch sehr groß und müßten jedenfalls als etwas besonders auffallendes erwähnt werden. Das thut der Autor nicht. Aber das könnte vielleicht noch im Bereich der Möglichkeit liegen.

Wie aber vollzieht sich nach STEINHAUS nun die Kern- und Zellteilung?

Man müßte erwarten, daß der Parasit Fig. 5 mit dem größten Protoplasmaleib der der Kernteilung am nächsten stehende wäre; statt dessen finden wir in Figur 7 die Vorbereitung zur Zellteilung (nach der Beschreibung des Autors) bei einem sehr kleinen Parasiten, der sehr wenig mehr Protoplasma hat, als der in Fig. 1 und 6 dargestellte.

Das wäre nun erst recht erwähnenswert gewesen, denn das kommt doch kaum irgendwo anders vor.

Statt dessen giebt der Autor folgende Beschreibung (S. 180): „Die ersten Veränderungen, die den Eintritt der Proliferationsvorgänge ankündigen, spielen sich im Kern des Parasiten ab. Bald nach seinem Eindringen in den Epithelzellkern ändern sich die morphologisch-chemischen Verhältnisse im Parasitenkerne — folgendermaßen. Statt des oben beschriebenen Gerüstes, das sich durch Hämatoxylin färbt, und des safranophilen Kernkörperchens finden wir nun ein Fadenknäuel, das eine gemischte Färbung aufweist. Aus der Analogie mit den bekannten Vorgängen bei der Karyokinese, wobei ja auch das, bzw. die Kernkörperchen schwinden und das Gerüst sich in ein, bei Hämatoxylin-safraninfärbung gemischt, d. h. dunkelrot sich färbendes Knäuel umwandelt, können wir schließen, daß der Parasitenkern in Kinese getreten ist (Fig. 7).“

Diese Abbildung hat mich indessen nicht zu der Überzeugung gebracht, daß das von STEINHAUS gemeinte Stadium als ein in Karyokinese begriffenes aufzufassen sei. Auch in den Abbildungen Fig. 8—10 finde ich keine Grundlagen, um die kleinen Körper

als aus Teilung hervorgegangene zu betrachten. Die Färbbarkeit mit Safranin scheint mir hier deshalb nicht beweisend zu sein, weil die Beziehung zu den früheren Stadien (Fig. 1—5) nicht aufrecht erhalten werden kann; daß von einem Fadenknäuel nichts zu erkennen ist, könnte als ein Mangel der Lithographie betrachtet werden. Weitere Schwierigkeiten ergeben aber die Figuren 8—13, Tafel V.

Figur 8 zeigt in einer Höhle 2 Körper, von denen man nicht sicher entscheiden kann, ob sie miteinander in kontinuierlicher Protoplasma-Verbindung stehen, oder ob sie nur einander angelagert sind. Figur 9 zeigt in einer Höhle 3 Körper, von denen die zwei kleineren als Teilungsprodukte eines größeren angesehen werden. Hier sind alle 3 voneinander getrennt. In Figur 10 ist das wieder nicht sicher zu entscheiden. Figur 11 zeigt 5 getrennte Körper in der oberen Höhle, von denen jeder nach der Auffassung von STEINHAUS einen mit Safranin rot gefärbten Kern hat, der von einem schmalen Protoplasmasaum umgeben ist. Figur 12 enthält 12 Kerne in einer zusammenhängenden Protoplasma-Masse, welche die Höhle im Kern fast vollkommen ausfüllt. Dazu bemerkt STEINHAUS (S. 181): „Diese dritte Kerngeneration unterliegt wieder der Teilung (Fig. 10) und so fort, bis an Stelle des ersten Parasitenkernes sich eine große Anzahl gebildet hat (Fig. 11, 12 und 13). Da Zellteilung mit der Kernteilung gleichen Schritt hält<sup>1)</sup>, haben wir im Kern eine große Zahl kleiner Zellen<sup>1)</sup>, die anfangs unregelmäßig zerstreut, später in einem Kranze an der Peripherie der durch ihre Vegetation im Kern gebildeten Hohlkugel liegen.“ In der Erklärung der Abbildungen heißt es: „Fig. 12 und 13. Die jungen Kerne<sup>1)</sup> beginnen sich regelmäßig an der Peripherie zu gruppieren.“ Dort im Texte sollen es also die getrennten Zellen sein, welche sich an die Peripherie der Hohlkugel lagern, während hier in Übereinstimmung mit der Figur gemeint ist, daß die aus wiederholter Teilung in einem Protoplasma-Leibe hervorgegangenen Kerne sich an die Peripherie der Zelle lagern. Folgte man der letzten Auffassung, die den Vorzug hat, mit den Abbildungen übereinzustimmen, so handelte es sich in Figur 12 um eine nachträgliche Verschmelzung des Protoplasmas von Zellen, welche vorher (Fig. 11) getrennt voneinander in einer Höhle lagen, und um eine darauf folgende An-

---

1) Im Urtext nicht gesperrt gedruckt.



ordnung der Kerne an der Peripherie. Das wäre bei Coccidien eine so seltene und interessante Thatsache, daß sie STEINHAUS doch besonders hätte hervorheben müssen. Nimmt man aber an, daß seine Darstellung im Text der Regel entspricht, so müßte die in Fig. 12 dargestellte Form als eine Ausnahme betrachtet werden. Man könnte annehmen, daß hier Kern- und Zellteilung nicht gleichen Schritt gehalten hätten, sondern daß durch wiederholte Kernteilung eine vielkernige Zelle entstanden wäre. Das hätte der Erörterung bedurft. STEINHAUS sind diese Schwierigkeiten aber offenbar gar nicht aufgefallen; mir scheinen es zu viele zu sein, um es nicht zweifelhaft zu machen, ob die Zusammenstellung, wie sie STEINHAUS konstruiert hat, überhaupt richtig ist.

Hat nun HEIDENHAIN vielleicht doch recht? Über die besprochene französische Arbeit (l. c.) von STEINHAUS sagt er<sup>1)</sup>: „Auf den beigefügten Tafeln sind u. a. die ersten Stadien der Coccidien-Entwicklung in den Kernen abgebildet, aber zu den sogenannten „Nebenkernen“ gerechnet — —.“ „Doch zeichnet Verfasser auch andere Bildungen als Nebenkern, welche nicht in die Reihe der Coccidienentwicklung gehören.“ Leider giebt er nicht genau an, welche Abbildungen in den Tafeln von STEINHAUS er meint. Nach dem Vergleich mit Fig. 16 b scheinen mir Figuren wie pl. 2 fig. 18 und pl. 3 fig. 25, 36 am ehesten in Betracht zu kommen. Wesentlich unterscheiden sie sich von Figur 16 b HEIDENHAIN's zwar darin, daß bei STEINHAUS die Plasmosomen in einer von dem heranwachsenden Karyosomen gebildeten Höhle liegen, während HEIDENHAIN seinen Parasiten mit dem Protoplasmaleib die Höhle des Kernes ausfüllend, mit einem Kern ohne Kernkörperchen zeichnet.

Meint HEIDENHAIN in den Figuren von STEINHAUS mit den ersten Stadien der Coccidienentwicklung nur die Plasmosomen, so möchte man sich seine Figur 16 b dann so denken, daß hier der kleine rote Körper in einer Höhle liegt, die von HEIDENHAIN rot dargestellt ist, weil die darüber und darunter gelegenen Teile des in Degeneration begriffenen Kernes rot durchscheinen. Als Parasit wäre dann allein der kleine rote Körper aufzufassen. Ein Vergleich mit Figur 16 c müßte dann so ausfallen, daß das runde Körperchen mit dem Korn in der Mitte als Parasit, die gelbe granulirte Masse, welche die Höhle ausfüllt, nicht als Protoplasma des Parasiten, sondern etwa als vom Kern stammende

1) Pflüger's Archiv, l. c. Nachtrag.

Zerfallsprodukte anzusehen wären. Führt man nun dasselbe für die Figuren 1—5 der Tafel V in dem Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie durch, so würde sich daraus sehr einfach und leicht erklären, weshalb das Verhältnis zwischen Kern und Protoplasma des Parasiten so wenig constant ist. Das Protoplasma wäre eben eine mehr oder weniger von körnig degenerierten Kernmassen erfüllte Höhle, die Wirkung der Thätigkeit eines oder mehrerer Parasiten. Dadurch würden die Figuren von STEINHAUS und HEIDENHAIN mit einigen der von mir gezeichneten aus dem Salamanderhoden (Fig. 1, 2, 16) eine ganz auffallende Ähnlichkeit gewinnen, und die Vermutung, daß es sich bei HEIDENHAIN und STEINHAUS um denselben Parasiten und seine Wirkung auf den Kern handelt, wie hier, gewinnt damit an Wahrscheinlichkeit. In STEINHAUS' Tafel V, Fig. 1—5 (Archiv für pathol. Anatomie) wäre also dann der hämatoxylinophile Körper als Parasit, das safranophile Korn als eine Spore aufzufassen. Sieht man von dem ab, was in Figur 12, Tafel V von STEINHAUS auf Rechnung des Schematisierens zu schreiben ist, so könnte man den hier dargestellten Parasiten mit dem von mir in Figur 27 gezeichneten vergleichen. Fig. 8, 9, 10 11 von STEINHAUS wären wie meine Figuren 16 *b, c, d* als junge Formen aufzufassen. Die Ähnlichkeit wird noch größer, wenn man sich der Verhältnisse bei Mehrfachinfektion in den Spermatocyten des Salamanders erinnert. Mehrere junge Parasiten finden sich nur in Kernen mit wenig vorgeschrittenem Zerfall kurze Zeit nach der Infektion (meine Fig. 16 *a—d*, Fig. 7—11 von STEINHAUS). In vorgeschrittenen Stadien der Kerndegeneration ist in einer großen Höhle meist nur ein Parasit zu finden (meine Taf. XX, Fig. 1, 11, 12; STEINHAUS' Taf. V, Fig. 1—5). Die anderen sind ausgewandert oder untergegangen (vergl. Abschnitt I, S. 301). Ebenso würden sämtliche Abbildungen der französischen Arbeit von STEINHAUS<sup>1)</sup> anzusehen sein. Die wachsenden und ihre Färbbarkeit von der Hämatoxylinophilie zur Safranophilie ändernden Karyosomen wären weiter nichts als homogene und stark gefärbte, an der Peripherie einer Vakuole gelegene oder im Protoplasma der erkrankten Zelle zerstreute chromatische Massen, die kleinen bald runden, bald unregelmäßigen Gebilde als endliche Zerfallsprodukte, die mit den zu Grunde gegangenen Zellresten nach dem Darmlumen ausgestoßen werden, das Plasmosom in allen Fällen als Parasit aufzufassen.

---

1) Archives de Physiologie l. c.

Figuren, wie 32—35, 13, 22, stellten chromatische Kernreste vor, welche sekundär noch einmal von Sporen infiziert worden sind, wie das auch an Hoden sehr häufig vorkommt (meine Figuren 1, 12 a).

Diese Vermutungen, eine wie große Wahrscheinlichkeit sie an und für sich auch dadurch bieten, daß sie für so außerordentlich kompliziert beschriebene Vorgänge, wie die gemmation indirecte des noyaux, eine so einfache Erklärung zulassen, machten eine erneute Untersuchung um so mehr wünschenswert, als Figuren wie 14—21 nun in ihrer Entwicklung und Beziehung zu den vorhergehenden vollkommen rätselhaft sind.

Auch aus der Darstellung L. PFEIFFER's<sup>1)</sup> vermag ich keine befriedigende Aufklärung zu entnehmen, sondern finde hier nur neu hinzukommende Schwierigkeiten. Auf Einzelheiten kann ich mich hierbei nicht einlassen, weil die gegebenen Abbildungen nicht farbig, zu schematisch und daher nicht genau genug sind, um eine sichere Auffassung zu gestatten. Im wesentlichen scheint er mit den Anschauungen von STEINHAUS übereinzustimmen. Die Darstellung und die Abbildungen desselben findet er mustergiltig<sup>2)</sup>. Darin kann ich ihm jedenfalls nicht zustimmen.

---

### III. Untersuchungen am Darm von *Salamandra maculata*. (Tafel XXI.)

Die aus den Arbeiten von STEINHAUS geschöpfte und soeben zum Ausdruck gebrachte Vermutung, daß der im Hoden gefundene Parasit auch im Darm vorkommt, wird durch die Untersuchung vollkommen bestätigt. Alle die im I. Abschnitt beschriebenen Formen sind leicht im Darmepithel wiederzuerkennen. Ein Blick auf Taf. XXI, Fig. 1—15 genügt, um dies herauszufinden. Auch die Entwicklung der Degenerationerscheinungen am infizierten Kern stimmt im allgemeinen ganz mit den gleichen Vorgängen im Hoden überein. Ich habe es daher für überflüssig gehalten, so viele Stadien wie dort zu zeichnen, da sich die Ver-

---

1) L. PFEIFFER, Die Protozoen als Krankheitserreger. 2. sehr erweiterte Auflage, 1891, S. 66—68.

2) L. PFEIFFER, Vergleichende Untersuchungen über Schwärm-sporen und Dauersporen bei den Coccidieninfektionen und bei Intermittens. Fortschr. d. Medizin, Nr. 24, 15. Dez. 1890.

schiedenheiten nur auf geringe und ganz unwesentliche Abweichungen beziehen.

Außer diesen Formen findet man aber auch solche, die im Hoden nicht vorkommen oder dort doch äußerst selten sind (Fig. 3, 4, 12, 13). Sie müssen also wohl auf Verschiedenheiten der beiden Gewebe und ihrer Funktion beruhen. Fig. 4 *a* zeigt rundliche, chromatische Gebilde; sie haben nicht immer solche Lücken, wie sie hier gezeichnet sind, sondern können ganz homogen sein, und dann stimmen sie mit den von STEINHAUS<sup>1)</sup> in den figures 9, 11, 13, 14, 15, 17 dargestellten überein. Auch ihre Lagerung in der Zelle entspricht ganz den Abbildungen von STEINHAUS. Über ihre Entstehung und Bedeutung bin ich aber ganz anderer Anschauung. Ihre dunkelrote, homogene Färbung und ihr scholliges Aussehen gleicht den durch den Parasiten veränderten Kernresten, wie sie in Fig. 5, 6, 7 der Taf. XXI dargestellt sind, vollkommen. Verändert ist nur ihre Form. Während Fig. 5—7 die auch im Hoden typische Anordnung der homogenen chromatischen Masse an der Peripherie einer Vakuole zeigt, sieht man hier (Fig. 4 *a*) nichts von einer durch eine Membran abgeschlossenen Höhle, sondern nur rundliche Klümpchen. Oft haben diese eine unregelmäßige Gestalt und zeigen die schon erwähnten Lücken, die den oben beschriebenen und in ihrer Entstehung verfolgten Ausbuchtungen und Vakuolen in den chromatischen Klumpen des Salamanderhodens gleichen (vergl. Fig. 8 der Taf. XXI mit den Figuren 1, 12 *a*, 21—25 der Tafel XX, sowie mit STEINHAUS<sup>2)</sup> fig. 16, 22).

Die Thatsache nun, daß man solche chromatische Körper oft in Gruppen vereinigt nebeneinander oder in Reihen findet, läßt vermuten, daß sie früher einmal in einem engeren Verbande gewesen sind. Darin wird man bestärkt, wenn man Figuren wie 3 *b*, 12, 13 der Tafel XXI (vergl. mit STEINHAUS, fig. 15, 22) betrachtet. Sie zeigen eine Vakuole mit einem Parasiten in unregelmäßig körnigem Kerndetritus, aber die sonst so regelmäßige Gestalt ist verloren gegangen. Die homogenen Chromatinmassen zeigen nicht mehr die Form eines Kugelsegmentes. Die Vakuole ist länglich, unregelmäßig, der chromatische Randbeleg ist eingeknickt und zersprengt. Das Ganze trägt den Charakter einer passiven Verschiebung, die wohl durch nichts anderes als durch die peristaltischen Darmbewegungen und durch die mit der Sekretion und

1) Archives de Physiologie, 1888, I. c.

2) Archives de Physiologie I. c.

Resorption verbundene Tätigkeit der Epithelzellen und weißen Blutkörperchen hervorgerufen sein kann. Daß also im Hoden solche Formen nicht oder nur sehr selten vorkommen, erklärt sich einfach daraus, daß hier die Hauptursache, die Bewegung durch glatte Muskeln, ganz fehlt, und die andere, die aktive Bewegung der Zellen, sicher in viel geringerem Maße besteht als im Darm. Werden nun solche kleine, aus ihrem früheren Zusammenhang losgerissene und zwischen und in den Zellen umhergeschobene chromatische Brocken von neuem von einem Keime oder einem schon vorgeschrittenen Stadium des Parasiten infiziert (wie Ähnliches ja auch im Hoden nicht selten ist, vergl. Fig. 1 und 12 a, Taf. XX), so entstehen Bilder, wie in Fig. 3 a und Fig. 4 b, d, e, die sich von den Zeichnungen von STEINHAUS' figures 13, 15, 22, 33—35<sup>1)</sup> im wesentlichen nur durch die Färbung unterscheiden. Färbt man aber mit Hämatoxylin und Safranin, so erhält man Befunde, die mit den in den genannten figures abgebildeten identisch sind.

Ein weiterer Unterschied gegenüber den Formen im Hoden besteht darin, daß man die Vakuole, in welcher der Parasit liegt, nicht selten mit einem körnigen, blau gefärbten, groben Gerüstwerk erfüllt findet. Liegt der Parasit in der Mitte desselben, wie z. B. in Fig. 11, so gewährt das Bild, die nur geringe Unterschiede<sup>2)</sup> von den Abbildungen von STEINHAUS' Fig. 2—5, Taf. V<sup>3)</sup> zeigen. Fände man nur diese Formen, so läge es allerdings sehr nahe, den Parasiten für den Kern eines die Höhle ausfüllenden, grob granulierten oder wabig gebauten Protoplasma-leibes zu halten<sup>4)</sup>. Die Thatsache aber, daß konstante und

1) Archives de Physiologie l. c.

2) Die Verschiedenheit beruht darin, 1) daß die Kernreste in seinen Figuren normale Strukturen zeigen, während ich stets in Übereinstimmung mit HEIDENHAIN homogene Massen gefunden habe, und 2) daß der von STEINHAUS im Inneren gelegene als Kern gedeutete Körper Strukturen aufweist, die denen eines wahren Kernes ähnlich sind. Aber da ich aus eigener Erfahrung weiß, daß Täuschungen durch dicht darüber und darunter gelegene Gebilde sehr leicht möglich sind, glaube ich meinen Vergleich trotz dieser Unterschiede aufrecht erhalten zu dürfen.

3) Archiv für pathol. Anat. u. Physiol., l. c.

4) Erschwert wird die Feststellung der Zusammengehörigkeit dieser Formen mit dem im Hoden gefundenen Parasiten durch das Vorkommen von ähnlichen Gebilden außerhalb der Zellkerne (Fig. 21, Taf. XXI). Auch hier liegt in der Mitte einer granulierten oder wabig gebauten Protoplasma-masse ein runder Körper, welcher sich seinen

typische Beziehungen zwischen der homogenen roten chromatischen Masse und dem blauen Körper einerseits und der granulierten Masse andererseits nicht bestehen, schließt diese Deutung unbedingt aus. Der Vergleich der Fig. 1—14, Taf. XXI, zeigt dies.

In vielen Fällen ist in der Höhlung des Kernes nichts von der blauen granulierten Masse zu sehen (Fig. 5, 6, 7). Die Größe des blauen Körpers ist sehr verschieden und scheint von dem Vorhandensein oder Fehlen der körnigen Masse ganz unabhängig zu sein (vergl. Fig. 10 und 11). Dazu kommt, daß die Lage des blauen Körpers in derselben zu variabel ist, um mit der Auffassung als Kern in Einklang gebracht werden zu können.

Endlich findet man auch Kernreste mit von körnigen blauen Massen gefüllten Vakuolen, die keinen blauen Körper enthalten (Fig. 12b und 11b, Taf. XXI). Jeder so gelegene blaue Körper läßt sich aber, allein betrachtet, durch Färbung und Struktur leicht mit irgend einem im Hoden gefundenen Parasitenstadium identifizieren.

Was bedeutet nun diese granuliert Masse, woher stammt sie, und weshalb findet man sie nicht in allen der Degeneration verfallenen Kernen? Darüber habe ich keine vollständig befriedigende Aufklärung gewinnen können. Wahrscheinlich handelt es sich auch hier um eine Erscheinung, die an im Hoden nicht vorhandene Verhältnisse gebunden ist, denn im Hoden habe ich niemals Ähnliches gefunden. Unter den noch zwischen den Epithelzellen gelegenen, in Degeneration begriffenen Kernen findet man sie verhältnismäßig selten. Dagegen zeigten fast alle aus der Schleimhaut in das Darmlumen ausgestoßenen Zellen mit Kerndegeneration dies Verhalten. Vielleicht hängt es also mit diesem Vorgange zusammen. Die Struktur des granulierten Vakuoleninhaltes stimmt bisweilen ganz mit den umgebenden Resten des degenerierten Zellprotoplasmas, welches die Kernreste noch umgiebt. Man kann daher an eine Sprengung der Vakuolenwand durch die mit der Abstoßung verbundene Bewegung und ein darauf folgendes Eindringen von Bestandteilen des Zellprotoplasmas in die den Parasiten einschließende Vakuole denken.

---

Strukturen nach (Membran, Fadengerüst und Körperchen) als Kern charakterisiert, aber kein mit Karmin färbbares Chromatin enthält. Erst nach einiger Übung gelang es, diese in ihrer Größe, Gestalt und Struktur sehr konstanten Gebilde von den verschiedenen Formen des auch im Hoden lebenden Parasiten zu unterscheiden. Die viel weniger intensive Färbung und die von der des Parasiten ganz verschiedene Struktur des runden Körpers machen den Unterschied sicher.

Außer den Epithelzellen fand ich nicht selten auch Leukocyten infiziert, sowohl solche, die zwischen die Cylinderzellen eingewandert waren, als solche, die im submucösen Bindegewebe (Fig. 2 a) lagen. Diese Thatsache spricht für die Möglichkeit der Verbreitung der Infektion im Körper durch vom Parasiten befallene Leukocyten. Auch die Kerne der Bindegewebszellen des submucösen Gewebes (Fig. 2 b, c, Taf. XXI) zeigten die durch den Parasiten hervorgerufenen Formen der Kerndegeneration.

Solche Degenerationsherde, wie sie im Hoden unter den Spermatocyten, durch hier eigentümliche Verhältnisse bedingt, auftreten, habe ich im Darm nie gefunden. Hier sind es stets nur einzelne Kerne, die bald von jüngeren, bald von älteren Stadien des Parasiten infiziert werden. Die späteren Zerfallsprodukte (Fig. 3, 4, 8, 9, 12, 13) des Kernes mit oder ohne Parasiten findet man in und zwischen den Darmepithelien, meist dem Darmlumen näher als die Epithelkerne. Auch Parasiten, die nach Zertrümmerung ihrer Höhle (vergl. oben. Fig. 11 b, 12, 13, 14) frei im Protoplasma der Zellen oder zwischen diesen liegen, findet man nicht selten, bisweilen sind sie dann noch von Resten der körnigen Masse, die einstmals die Vakuole ausfüllte, umgeben (Fig. 14 a, b).

Sind die Veränderungen des Kernes vorgeschrittenere, so läßt sich nicht mehr sagen, ob die zwischen und in dem Darmepithel gelegenen Zerfallsprodukte einmal einem Leukocyten oder einer Epithelzelle angehört haben.

Im Magen sowie in Dünndarm und Kloake habe ich die Degenerationsformen und ihre Ursache gefunden, am häufigsten im Dünndarm. Ob die Salamander längere Zeit gehungert hatten oder gefüttert waren, das zeigte keinen wesentlichen Einfluß auf die Verbreitung.

*Triton cristatus* wies ziemlich die gleichen Verhältnisse der Verbreitung im Darm auf. Auch der Hoden enthielt die Formen der Kerndegeneration und den Parasiten (vergl. L. PFEIFFER l. c. S. 66). Weiter habe ich die Verbreitung der Erkrankung nach den verschiedenen Geweben und Körperteilen nicht studiert.

---

Außer den Formen, welche meiner Anschauung nach dem im Hoden beschriebenen Cyklus angehören, fand ich im Dünndarm von *Salamandra maculosa* auch Sichelkeime, welche mit den

von STEINHAUS gezeichneten übereinstimmen (vergl. meine Taf. XXI, Fig. 18 mit STEINHAUS' <sup>1)</sup> Taf. V, Fig. 19), ziemlich verbreitet.

Ein großer Unterschied in den Befunden von STEINHAUS und den meinigen besteht aber darin, daß ich diese einander bei gleichgerichteter Längsachse dicht anliegenden Sicheln — gewöhnlich habe ich auf zu ihrer Längsachse senkrechten Schnitten 12 bis 14 gezählt — nie in einem Kerne gefunden habe, sondern stets in ganz typischer Lage zwischen Kern und Basalsaum der Cylinderzelle (Taf. XXI, Fig. 19, vergl. STEINHAUS' Taf. V, Fig. 10). Sie liegen hier in einer Höhle des Protoplasmas der Cylinderzelle. Von einer zu ihnen gehörigen, sie umschließenden Membran habe ich nie etwas gesehen, was auch mit den Abbildungen von STEINHAUS übereinstimmt.

Die Sicheln zeigen ein sehr fein granuliertes Protoplasma. In der Mitte, bisweilen etwas nach einem Ende verschoben, liegt ein bläschenförmiger Kern mit Andeutung eines feinen Kerngerüsts und mit einem Kernkörperchen. Fig. 18 stellt solche von mittlerer Größe dar, die noch in ihrer regelmäßigen Anordnung liegen. In späteren Stadien ist ihr Verband gelockert. Sie finden sich unregelmäßig in der Höhle verstreut. Auf dem Querschnitt sieht man dann weniger als 12—14 (Fig. 20), da infolge der Unregelmäßigkeit in der Lage nicht alle in einem Schnitt getroffen werden (vergl. STEINHAUS' Taf. V, Fig. 19).

In ganz gleicher Lage finden sich auch andere Körper (Fig. 16, 17, 18), die ich für die Vorstadien der Sicheln halte: das Protoplasma zeigt dieselben Eigenschaften wie das der Sicheln, ebenso die Kerne, nur daß die Zahl der Kerne nicht in allen die gleiche ist, auch hier bemerkt man nichts von einer Membran, die den Protoplasmaleib umschließt. Stadien, welche viele Kerne enthalten, zeigen bisweilen eine Andeutung davon, daß das Protoplasma sich um die Kerne sammelt und teilt, Bilder, die dann von Fig. 13, Taf. V, von STEINHAUS nur darin abweichen, daß sie nach der Zeichnung dieses Autors in der Höhle eines Kernes liegen, während ich in meinen Präparaten nur, je nach Lage und Größe der Körper und der von ihnen eingenommenen Höhle des Protoplasmaleibes der Cylinderzelle, variable Einbuchtungen des Kernes (Fig. 16, 17, 18, Taf. XXI) gesehen habe.

Die Anschauung, daß dieser Formencyklus nichts mit dem

---

1) Archiv für pathol. Anatomie u. Physiologie, L. c.



im Hoden und auch im Darm (Fig. 1—15, Taf. XXI) vorkommenden Parasiten gemein hat, stütze ich auf folgende Punkte:

1) Im Hoden habe ich Sichelkeime und Formen, die ich für Vorstufen derselben halten kann, nie gefunden. Im Darm kommen die Sichelkeime und ihre Vorstufen meist nebeneinander vor. In einem Salamanderdarm habe ich aber in Serien von allen Teilen desselben vergeblich nach den Sicheln und den vermutlichen Gliedern ihres Formencyklus gesucht, während alle Stadien des in Taf. XX, Fig. 1—28, und Taf. XXI, Fig. 1—15 abgebildeten Parasiten in großer Zahl vorhanden waren. Verbreitung und Vorkommen beider erscheint also unabhängig voneinander.

2) Das Verhalten gegen Farbstoffe ist bei beiden ein grundverschiedenes, das zeigen die Figuren Taf. XXI ohne Erläuterung<sup>1)</sup>.

3) Abgesehen von den Größenverhältnissen, sind auch die morphologischen Eigenschaften des einen mit denen des anderen nicht zu vereinigen. Während man in den Sicheln und ihren Vorstufen die gewöhnlichen Bestandteile einer typischen Zelle, einen oder mehrere Kerne mit Kernkörperchen in einem Protoplasmaleibe leicht erkennt, ist dies in dem anderen Formencyklus nicht möglich: er zeigt von dem gewöhnlichen Zellentypus ganz abweichende Verhältnisse.

4) Der in den Kernen des Hodens sich entwickelnde Parasit zeigt im Darm ganz das gleiche Verhalten. Der infizierte Epithel- oder Leukocytenkern degeneriert, wird in seinen Strukturen verändert und zerstört, während der Parasit seine Entwicklung in ihm durchmacht; man findet ihn vorwiegend in solchen in Degeneration begriffenen Kernen. Liegt er außerhalb desselben im Zellprotoplasma, so ist dies, wie oben ausgeführt wurde, nicht eine mit seinem Wesen in engerem Zusammenhang stehende Erscheinung, sondern durch zufällige Verhältnisse in seiner Umgebung bedingt. Die Sichelkeime und ihre Vorstufen habe ich stets in der oben beschriebenen Lage zwischen Kern und Basalsaum gefunden, ohne daß ich irgend einen wesentlichen Einfluß außer den oben erwähnten Einbuchtungen auf den

---

1) In den Präparaten ist der Unterschied noch prägnanter, da hier die Farbe des Protoplasmas der Sicheln und ihrer Vorstufen eine sehr hervorstechende Beimischung von Rosa zu dem auf den Tafeln in Rücksicht auf die Anfertigung derselben nur blau dargestellten Ton hat.

Kern bemerkt habe. Sollten aber Formen existieren, die mir nicht zu Gesicht gekommen sind, wie sie STEINHAUS in Taf. V, Fig. 14—18<sup>1)</sup> gezeichnet hat, so würden auch diese dadurch, daß hier der Kern seine normalen Strukturen in dem nicht vom Parasiten verzehrten Teile behält, sich in ihrer Wirkung von dem anderen Parasiten (Taf. XXI, Fig. 1—15) wesentlich unterscheiden. Viel näher liegt es mir aber, die Fig. 14—18 der Taf. V von STEINHAUS anders aufzufassen, anzunehmen, daß auch hier die Sichel außerhalb des Kernes liegen und daß die hier normale Struktur zeigenden Kernteile nur Segmente eines stark eingebuchteten, von außen her eingedrückten, aber sonst unverletzten Kernes sind, dessen übrige Masse in anderen Schnitten der Serie liegt. Ähnliche Bilder, die sicher so zu erklären sind, kenne ich aus meinen Präparaten; sie kommen bei sehr dünnen Schnitten, die nur einen Teil des Kernes treffen, zustande. Dann wäre hier wenigstens der Umstand, daß die Kernsubstanz ihr normales Aussehen behält<sup>2)</sup>, wie STEINHAUS im Gegensatz zu HEIDENHAIN behauptet, verständlich, für die Fig. 1—10 kann aber diese Annahme nicht gemacht werden. Nun könnten die Verschiedenheiten vielleicht dadurch bedingt sein, daß je nach den Lebensbedingungen, ob im Kern oder im Protoplasma der Zelle die Entwicklung eines und desselben Organismus stattfindet, verschiedene Formen entstehen. Dies ist an sich etwas künstlich und würde mit dem unter 1) angeführten nicht in Einklang stehen, denn es wäre nicht einzusehen, weshalb man unter sonst ganz gleichen Bedingungen in einem Falle nur dem Kern angehörige Formen, im anderen beide nebeneinander im Kern und im Zellprotoplasma findet. Die Auffassung aber, daß hier die Formen zweier verschiedener Parasiten vorliegen, scheint mit keiner mir bekannten Thatsache in Widerspruch zu stehen.

Außer STEINHAUS hat L. PFEIFFER<sup>3)</sup> bei *Salamandra maculosa* Sichelkeime und ihre Entwicklung untersucht und in der oben citierten Schrift, wie schon erwähnt, seine Erfahrungen mitgeteilt. Auch hier muß ich wiederholen, daß es mir leider nicht möglich war, ein sicheres Urteil über PFEIFFER's Anschauungen zu gewinnen. Seine Abbildungen bieten selbst mit den Figuren von STEINHAUS so wenig Vergleichbares, daß mir der Versuch zu

---

1) Archiv für pathol. Anatomie u. Physiologie, I. c.

2) Archiv für pathol. Anatomie und Physiologie, S. 180 oben.

3) L. PFEIFFER, Die Protozoen als Krankheitserreger, I. c.

gewagt erscheint, mich auf die Einzelheiten einer genauen Erörterung einzulassen, ob meine Befunde mit denen PFEIFFER's übereinstimmen oder nicht. Ich muß mich daher damit begnügen, auf diese Arbeit hingewiesen zu haben. Auch ein Vergleich mit der von AIMÉ SCHNEIDER im Darmtraktus von *Triton cristatus*, *palmatum* und *punctatum* gefundenen *Orthospora propria* <sup>1)</sup> hat mir keine Klarheit gebracht. PFEIFFER nimmt an<sup>2)</sup>, daß die von STEINHAUS und von SCHNEIDER beschriebenen Formen zwei verschiedene Cyklen eines und desselben Parasiten sind, von denen der eine dem Schwärmsporenstadium, der andere dem Dauersporenstadium von *Coccidium oviforme* entspreche. Er hat beide Formen sowohl in *Triton cristatus* als in *Salamandra maculosa* gefunden.

Im Darm von *Triton cristatus* habe ich Sichelkeime gefunden, welche in jeder Beziehung mit denen im Salamanderdarm übereinstimmten. Sie lagen stets außerhalb des Kerns auch hier zwischen Kern und kutikularem Saum. Ob sie mit den Formen, die von STEINHAUS unter dem Namen *Cytophagus Tritonis* <sup>3)</sup> beschrieben sind, übereinstimmen, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen, da STEINHAUS sie nicht abbildet, ich aber aus seiner Beschreibung allein keinen Versuch der Identifizierung machen möchte.

Eine genaue Beschreibung dieses zu den Coccidien gehörigen Parasiten will ich anderen Ortes ausführen. Hier mag es genügen angegeben zu haben, was mir eine Trennung von dem im Hoden und Darm vorkommenden anderen Parasiten notwendig erscheinen läßt.

Für diesen letzteren schlage ich den Namen *Micrococcidium caryolyticum* vor, für die durch denselben am Kern hervorgerufenen Veränderungen den Namen Karyolyse. Den von STEINHAUS gewählten Namen *Caryophagus salamandrae* auf die in vorliegender Arbeit als zusammengehörig betrachteten Formen zu übertragen, scheint mir unzumutbar, einmal weil von STEINHAUS eine große Zahl anderer Formen mit einbegriffen werden, von denen ich glaube, daß sie nicht mit diesem Parasiten zusammengehören, und dann weil dieser Parasit nicht allein in

1) AIMÉ SCHNEIDER, Sur les psorospermies oviformes ou coccidies, Archives de Zoologie expérimentale et générale, T. IX, 1881, p. 389.

2) L. PFEIFFER, Vergleichende Untersuchungen über Schwärmsporen und Dauersporen, l. c.

3) J. STEINHAUS, *Cytophagus Tritonis*. Centralbl. f. Bakteriöl. u. Parasitenk., 1891, Bd. IX.

*Salamandra maculosa*, sondern auch in *Triton cristatus*, möglicherweise auch noch in anderen Amphibien vorkommt.

Seine Einreihung in das System der parasitischen Protozoen stößt auf Schwierigkeiten. Er zeigt große Abweichungen von allen anderen bekannten Formen, was wohl als eine Folge der Eigenart seiner Lebensweise im Zellkern anzusehen ist. Da es aber zunächst nicht möglich ist, die Frage, was in ihm als dem Zellkern Gleichwertiges, was als Zellprotoplasma aufzufassen sei, vollständig klar zu stellen, so will ich von einer weiteren Auseinandersetzung über diesen Punkt hier absehen.

---

Zum Schluß ist es mir eine angenehme Pflicht, meinen geehrten Herren Lehrern für die freundliche Unterstützung, die sie mir geleistet haben, Dank zu sagen. Herr Hofrat Prof. Dr. GÄRTNER, Herr Prof. Dr. BIEDERMANN und Herr Prof. Dr. SEMON haben mir in liebenswürdigster Weise Litteratur zur Verfügung gestellt. Vor allem aber bin ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Hofrat Prof. Dr. FÜRBRINGER den größten Dank schuldig für das freundliche Interesse, das er meinen Arbeiten entgegengebracht hat, und die vielen wertvollen Ratschläge, die er mir erteilt hat. Die vorliegende Arbeit ist im anatomischen Institut zu Jena angefertigt, dessen technische Hilfsmittel mir von Herrn Hofrat FÜRBRINGER zur Verfügung gestellt wurden.

---

### Erklärung der Abbildungen.

Zeiß, apochromat. Objektiv 1,30 Apertur (homogene Immersion), Kompensationsokulare VI, VIII, XII und achromat. Objektiv, homogene Immersion N. A. 1,20. Huygh. Okulare II, III, IV.

#### Tafel XX.

##### Aus dem Hoden von *Salamandra maculosa*.

Fig. 1. Degenerationsherd unter nicht in Teilung begriffenen Spermatoocyten. Die Entwicklungsstadien von *Micrococcidium caryolyticum* blau, die degenerierte Kernsubstanz rot.

Fig. 2 und 3. Junge Infektion zweier Zellkerne. Fig. 3 mehrfache Infektion.

Fig. 4. In einem ursprünglich von zwei Parasiten befallenen Kern hat einer derselben seine Entwicklung beendet und eine mit Detritus gefüllte Höhle zurückgelassen, der andere befindet sich in einer von dieser großen Vakuole getrennten kleineren.

Fig. 5. Ein von zwei Parasiten befallener Kern.

Fig. 6. Sekundärinfektion von homogenen chromatischen Massen durch junge Sporen (bei *a*). Ein älterer Parasit in einer durch ihn gebildeten Vakuole (bei *b*).

Fig. 7 *a* und *b*. Älteste, der Sporenreife nahestehende Parasiten.

Fig. 8 *a—c*. Dieselben, nachdem die Sporen ausgeschlüpft sind. Es liegen ihnen bisweilen kleine chromatische Brocken an (*d*, *e*).

Fig. 9 und 10. Jüngste Infektionsstadien. (Vergr. ca. 1000.)

Fig. 11. Vorgeschrittenes Stadium der Kerndegeneration.

Fig. 12. *a* Desgleichen mit Sekundärinfektion (vergl. Fig. 6). *b* Der Parasit mit den chromatischen Fäden, durch die er in der Höhle aufgehängt ist, isoliert.

Fig. 13. Chromatische Körnchen im Protoplasma einer Zelle mit normalem Kern. (Kernstrukturen nicht ausgezeichnet.)

Fig. 14. Ein Stadium der Karyokinese vom Parasiten befallen.

Fig. 15. Bindegewebe kern von zwei Parasiten befallen, in körnigem Zerfall.

Fig. 16. *a—i* Verschiedene Stadien der durch *Micrococcidien*-Infektion hervorgerufenen Karyolyse. *i* Chromatinbrocken, denen einer *Thalamophorenschale* ähnlich; *k* normaler Kern.

Fig. 17. Zerstörtes Lager zweier Spermato gonien.

Fig. 18. Ein Spermatogonienkern mit zwei Gebilden in seinem Inneren, deren Zusammengehörigkeit mit den Formen von *Micrococcidium karyolyticum* nicht sicher gestellt werden konnte.

Fig. 19—26. Spermatogonienkerne in verschiedenen, durch die Thätigkeit des Parasiten hervorgerufenen Stadien der Degeneration.

Fig. 27. *a* Ein herangewachsener Parasit in einem Spermatogonienkerne. *b* Ein ähnlicher isoliert gezeichnet.

Fig. 28. Gelbe Schollen, das Endprodukt der Kern- und Zellendegeneration, von Follikelzellen umschlossen.

### Tafel XXI

#### Aus dem Darm von *Salamandra maculosa*.

Fig. 1. Mehrfach infizierter, in Degeneration begriffener Epithelzellkern.

Fig. 2. *a* Ein Leukocytenkern. *b* und *c* Bindegewebskerne aus dem submucösen Bindegewebe mit *Micrococcidien*-Infektion. *d* Normaler Bindegewebskern.

Fig. 3 und 4. Chromatische Brocken, durch Zersprengung größerer Stücke entstanden, zum Teil sekundär infiziert (3 *a*, 4 *b*, *d*, *e*).

Fig. 5—9. Kerne in verschiedenen Stadien der Karyolyse.

Fig. 10 und 11 *a*. Die den Parasiten einschließende Vakuole ist von körnigen Massen erfüllt.

Fig. 11 *b*, 12 *a* und 13. Verschobene und gesprengte Vakuolen mit chromatischem Randbeleg.

Fig. 12 *b*. Kernreste, die vom Parasiten verlassen sind.

Fig. 14 *a* und *b*. Frei im Zellprotoplasma liegende Parasiten, von körnigem Detritus umgeben.

Fig. 15. Der Parasit, nachdem die Sporen ausgeschlüpft sind.

Fig. 16—20. Entwicklungsstadien einer Coccidie.

Fig. 20. Sichelkeime im Querschnitt.

Fig. 21. Im Schnittpunkte der beiden Linien *a* und *b* ein Protoplasmakörper mit einem rundlichen, von seinem tinktoriellen Verhalten abgesehen, kernähnlichen Gebilde im Inneren. Ueber seine Bedeutung vermag ich nichts anzugeben. Bei *c* ein zwischen die Cylinderzellen eingewanderter Leukozyt.

# Helminthologische Studien.

Von .

Dr. v. Linstow in Göttingen.

Mit Tafel XXII und XXIII.

## *Tetracotyle typica* DIES.

(Fig. 1—8.)

*Tetracotyle typica* wird wahrscheinlich von CREPLIN<sup>1)</sup> zuerst erwähnt, der angiebt, daß er an *Hirudo vulgaris* ein „Distom“ gefunden habe.

STEENSTRUP<sup>2)</sup> bildet Sporocysten mit Cercarien ab, in welche 1 resp. 4 Tetracotylen eingedrungen sind, welche er für weiter entwickelte, encystierte Cercarien oder Distomum-Larven hält und sie *Distoma tarda* nennt; die Exkretionsgefäßöffnung hat er richtig gesehen.

v. SIEBOLD<sup>3)</sup> erkannte den Irrtum STEENSTRUP's und sagte, die Form gehöre nicht in die Reihe der Metamorphosen von *Cercaria armata*, sondern stelle eine andere geschlechtslose Trematodenform dar, die in *Planorbis* und *Lymnaeus* vorkomme.

SCHOMBURGK<sup>4)</sup> gab dem Tier den Namen *Heptastomum hirudinum*, aber in einer bibliographisch nicht nachweisbaren Schrift, von der DIESING<sup>5)</sup> sagt, daß er sie nur „in litteris“ kenne, und anführt, daß die Form an *Nephele vulgaris* und *Clepsine complanata* vorkomme.

1) ERSCH und GRUBER, Allgem. Encyklopädie, Leipzig 1841, Teil 35, S. 79.

2) Über den Generationswechsel, Kopenhagen 1842, S. 138—140, Taf. III, Fig. 5 e, f, g, Fig. 6 a und b.

3) Archiv für Naturgesch., Bd. IX, 2, Berlin 1843, S. 325—236.

4) Versamml. der Gesellsch. naturf. Freunde, Berlin 1844.

5) *Systema helminthum* I, Vindobonae 1850, p. 418.

DE FILIPPI <sup>1)</sup> gab dem Tier den Namen *Tetracotyle* und fand es in Sporocysten von *Cercaria vesiculosa* und *furcata*; seine Abbildungen haben manches Rätselhafte.

MOULINÉ <sup>2)</sup> reproduziert nur ältere Beschreibungen.

PAGENSTECHE <sup>3)</sup> beschreibt *Tetracotyle limnaei* aus *Limnaeus stagnalis*, zeichnet aber in seiner einen Figur einen Darm, den ich wohl bei anderen Arten, aber nie bei dieser gefunden habe.

DIESING <sup>4)</sup> hält *Heptastomum hirudinum* und *Tetracotyle typica* für zwei verschiedene Arten; erstere Form bildet er ab, wobei er das Vorderende als das hintere zeichnet; die Öffnung des Exkretionsgefäßes ist einfach und nicht dreiteilig, wie er sie abbildet, und die Saugnäpfe haben keine zackigen Ränder.

Verf. <sup>5)</sup> fand die Art eingekapselt in *Planorbis corneus* im Ratzeburger See und gab an, daß *Tetracotyle* die Larvenform von *Holostomum* sei.

ERCOLANI <sup>6)</sup> fand diese Larven frei in *Limnaea ovata* und einmal in einer Sporocyste von *Cercaria armata*; er führt sie auf *Holostomum erraticum* DUJ. zurück, da er die *Tetracotylen* mit Erfolg an Enten verfütterte. Gefunden ist *Tetracotyle typica* an *Nepheleis vulgaris*, *Clepsine complanata* und *Aulastomum gulo*, in *Vivipara fasciata*, *Vivipara vera*, *Limnaea auricularia*, *Limnaea catascopium*, *Physa heterostropha*, *Planorbis corneus*, meistens in der Leber dieser Schnecken, gelegentlich in den in diesen Schnecken schmarotzenden Sporocysten von *Cercaria echinata*, *armata*, *vesiculosa*, *echinatoides*, *Malleolus furcatus* und *Histriionellina fissicauda*.

*Tetracotyle typica* fand ich an einer und derselben Stelle am Ufer des nordöstlich von Göttingen gelegenen Seeburger Sees in der Leber von *Limnaea stagnalis* zu vielen Hunderten, sparsam in *Limnaea ovata*, einmal auch in einer diese Schnecke bewohnenden Sporocyste von *Distomum endolobum*, ferner in einzelnen Exemplaren auf der Körperoberfläche von *Nepheleis vulgaris*.

1) I. Mém. pour servir à l'hist. génét. des Trématodes, Turin 1854, p. 22—24, tab. II, fig. 10; III. Mém., 1857, p. 16—21, tab. III.

2) De la reproduction chez les Trématodes endo-parasites, Genève 1856, p. 224—234, tab. V bis fig. 1, B; tab. VII, fig. 19.

3) Trematodenlarven und Trematoden, Heidelberg 1857, S. 32—33, Taf. III, Fig. 15—18.

4) Revision der Myzhelminthen, Wien 1858, S. 62 u. 66, Taf. II.

5) Archiv für Naturgesch. 1877, I, S. 193.

6) Dell' adattamento della specie all' ambiente, Bologna 1881, p. 48—54, tab. II, fig. 16—18.



Hier muß ich konstatieren, daß die Exemplare, welche auf *Nephelis* und in *Limnaea* leben, zu derselben Art gehören, wie sie auch unmittelbar neben einander gefunden wurden.

Der Körper hat einen eiförmigen Umriß, ist aber an der Bauch- und Rückenseite abgeplattet, so daß die Tiere immer auf der Bauch- oder Rückenfläche liegen.

### 1. Bewegliche Form.

Zunächst ist eine bewegliche Form mit dünner Cuticula zu unterscheiden, und nur diese ist es, welche auf der Körperoberfläche der Egel, *Nephelis*, *Clepsine* und *Aulastomum* gefunden wird. Die jüngste Form (Fig. 1) zeigt keine erkennbare Cuticula, die Saugnäpfe und die zu erwähnende Einziehung an der Bauchfläche vorn fehlen, im Innern erkennt man nur einen dunklen Körper mit einem Ausführungsgang nach hinten, welcher die Anlage eines Organes ist, das mit den Exkretionsgefäßen in enger Beziehung steht und dem ich die Bezeichnung Urniere geben möchte (Fig. 3 u); nach vorn gehen von diesem dunklen Körper zwei Hörner ab, welche der Lage nach den seitlichen Saugnäpfen entsprechen; in diesem jugendlichen Stadium tingiert sich der Körper lebhaft mit Färbemitteln, besonders mit Hämatoxylin, und mißt 0,35 mm in der Länge und 0,26 mm in der Breite.

Im nächsten Stadium bemerkt man eine dünne Cuticula (Fig. 2), einen Mund-, einen etwas größeren Bauch- und zwei Seitensaugnapfe, die 0,042 mm messen, und sonderbarerweise sind es diese, welche, während alle anderen Teile ungefärbt bleiben, durch Einwirkung von Hämatoxylin lebhaft violett werden; der dunkle Körper im Innern ist nicht mehr sichtbar, die Länge beträgt 0,42, die Breite 0,37 mm.

In der weiteren Entwicklung (Fig. 3) bildet sich an der Bauchseite der vorderen Körperhälfte eine schüsselförmige Einziehung, in welche vier Saugnäpfe, ein Mundsaugnapf von 0,052 mm Breite und 0,039 mm Länge, ein 0,057 mm großer Bauch- und zwei seitliche Saugnäpfe münden, welche letztere in große, nach außen gelegene Höhlungen führen. Die erst einfache, dann doppelte Cuticula ist 0,0025 mm dick; unter ihr findet man eine dünne Ring-, dann eine Längsmuskelschicht; ein Schlundkopf und Darm, wie er bei anderen *Tetracotylen* gefunden wird, fehlt hier. Die schüsselförmige Einziehung ist bald flacher, bald tiefer, mitunter ist sie nach hinten taschenförmig erweitert.

Hinter dem Bauchsaugnapf liegt ein großes Organ, das ich

Urnieren nennen möchte (Fig. 8 *u*); die vordere Hälfte ist stets von vorn nach hinten quergeteilt und hinten jederseits abgerundet, die hintere wird von einem Ausführungsgang durchsetzt, der vorn dünn ist, hinter der Mitte stark anschwillt und, am Caudalende wieder dünner werdend, durch einen Porus nach außen mündet (Fig. 3 und 8 *p*).

Helle Plasmastränge durchsetzen in radiärer Richtung das Körperparenchym (Fig. 6 und 8 *pl*).

An der Grenze zwischen der vorderen und hinteren Hälfte besteht, wie man an Längsschnitten (Fig. 6) sieht, ein Hohlraum, und in diesen münden die sämtlichen zahlreichen, besonders in der vorderen Körperhälfte verbreiteten Gefäße (Fig. 3), welche netzförmig vielfach miteinander anastomosieren und von glänzenden Kügelchen erfüllt sind, wie man sie in den Exkretionsgefäßen so vieler Trematoden findet. In diesem Entwicklungsstadium färbt sich der Körper gar nicht mehr. Wimpertrichter findet man nicht. Die Bewegungen sind langsam. Die Anlage von Geschlechtsorganen ist unsichtbar. Die Hinterwand der vorderen Hälfte der Urnieren zeigt Porenkanäle. Die schüsselförmige Einziehung ist wie die Mündung der Seitensaugnapfe von starken Ring- und Radiärmuskeln umgeben.

## 2. Unbewegliche Form.

Unter der Cuticula wird eine zweite, sehr mächtige Hautschicht abgesondert (Fig. 4), etwa nach Art der unter dem Namen Leucochloridium bekannten Larve von *Distomum macrostomum*. Es handelt sich hier nicht um eine Absonderung aus den beiden Seitenöffnungen, welche nichts anderes als Saugnapfe sind und keine Ausmündungen von Drüsen; denn würde die Substanz hier abgesondert und etwa durch wälzende Bewegungen über die Körperoberfläche verteilt, so müßte die dicke Haut über und nicht unter der ursprünglichen Cuticula liegen, und am Hinterende könnte kein Exkretionsporus bestehen bleiben, wie das der Fall ist, denn dieser durchsetzt die ganze mächtige Hautschicht (Fig. 4 *p*). Die Länge beträgt 0,46, die Breite 0,40 mm, die äußere Cuticula ist 0,0026 mm dick, die innere starke Hautschicht 0,025 mm; die schüsselförmige Einziehung ist insofern verschwunden, als, wie man an Dorso-ventralschnitten sieht, sich eine rostrale und eine caudale Lippe gebildet haben, welche sich berühren, so daß das Lumen geschwunden und der Bauchsaugnapf weit in die Mitte des Körpers gedrängt ist, während die dicke Haut alle Saugnapfe überbrückt

(Fig. 8). Durch Druck des Deckglases kann man aus dem die dicke Haut durchsetzenden Porus die glänzenden Kügelchen der Exkretionsgefäße teilweise herausdrängen. Eine Färbung ist nun ganz unmöglich; die Eigenbewegung hat ganz aufgehört, da die schüsselförmige Einziehung und die Saugnäpfe nicht mehr frei zu Tage liegen. Die dicke Hautschicht zeigt eine sehr deutliche radiäre Streifung an ihrer Innenhälfte (Fig. 4).

### 3. Unbewegliche, eingekapselte Form.

In einem noch späteren Stadium wird von der Schneckenleber um die verdickte Haut noch eine starke Cyste abgelagert (Fig. 5); von einer Färbbarkeit ist hier vollends keine Rede mehr; die Länge beträgt 0,47, die Breite 0,38 mm, die Haut ist scharf doppeltkonturiert, 0,0195 mm dick, die Cyste wird von dem Exkretionsporus nicht durchsetzt und hat eine Dicke von 0,0247 mm; sie zeigt keine radiäre, aber eine der Oberfläche parallele Schichtung.

Es ist wohl anzunehmen, daß die Larven nur in dieser Form fähig sind, in Wirbeltieren geschlechtsreif zu werden, so daß die auf Egeln lebenden Exemplare dem Untergange geweiht sind und gewissermaßen als verirrt anzusehen sein dürften, wenn sie nicht später noch in eine Schnecke gelangen. Das Eindringen in Sporocysten ist wohl nur eine belanglose Zufälligkeit.

### *Distomum endolobum* DUJ.

Die Larve von *Distomum endolobum*, das im Darm unserer Frösche lebt, fand ich <sup>1)</sup> früher in der Wasserlarve von *Phryganea flavicornis*, *Limnophilus rhombicus* und *Limnophilus griseus*, neuerdings fand ich sie in der Larve von *Anabolia nervosa*, der Phryganide, welche in der Göttinger Gegend bei weitem die häufigste ist, ferner aber in der Wasserlarve von *Ephemera vulgata*, auch einmal in dem vollkommenen Insekt und in der Wasserlarve von *Chloëon dipterum*.

Die kugelförmige, dünnwandige Cyste ist 0,14—0,26 mm groß, der Körper der *Distomum*-Larve ist bedornt und ist als zu dieser Art gehörig kenntlich durch die große, dreiteilige, schwärzliche Endblase des Exkretionsgefäßes, meistens durch den lose in der Kapsel liegenden Cercarienstachel, der aussieht wie eine kurze,

1) Archiv für mikroskop. Anat., Bd. XXXIX, S. 332—333, Taf. XV, Fig. 18.

aus einem Griff hervorsehende Dolchklinge, deren Länge 0,034—0,036 mm, die Breite 0,0047—0,0052 mm beträgt, während der  $\frac{2}{3}$  der Klinge einschließende Griff 0,0087—0,0091 mm breit ist, und endlich durch die Saugnäpfe, von denen sich der Durchmesser des vorderen zu dem des hinteren verhält wie 7 : 5; die Larve ist meistens 0,43 mm lang und 0,194 mm breit.

Daß diese Larve zu *Distomum endolobum* gehört, ist zweifellos; ich habe im Darm des Frosches neben ganz jungen Exemplaren diese encystierten Larven gefunden; wenn dieselben im Froschdarm 0,95 mm lang und 0,44 mm breit geworden sind, zeigt der Schlundkopf vorn 4 rundliche Vorragungen, die Hoden, die Samenblase und die Gefäße werden deutlich, der Mundsaugnapf mißt 0,198 und der Bauchsaugnapf 0,123 mm.

### ***Distomum (Echinostomum) echinatum* Zed.**

Für die encystierte Larve kann ich vier neue Wirte, *Bythnia ventricosa*, *Physa fontinalis*, *Valvata macrostoma* und *Limnaea palustris* angeben. Die kugelförmigen Cysten sind 0,264 mm groß, die starke Wandung ist doppelt und 0,026 mm dick; die Larve ist kenntlich durch 36 in zwei Reihen angeordnete Stacheln, welche auf dem nierenförmigen Saum des Mundsaugnapfes stehen und 0,0216 mm lang sind.

### ***Distomum (Echinostomum) pungens* n. sp.**

(Fig. 10.)

Diese Art fand ich im Darm von *Podiceps minor*, der auf dem Seeburger See in einem Fischnetz lebend gefangen wurde; der ovale, breite Körper ist 2,99 mm lang und 1,14 mm breit; der Hals ist mit starken Dornen besetzt, der Mundsaugnapf mißt 0,185, der Bauchsaugnapf 0,502 mm, ein den Mundsaugnapf umgebender Saum ist mit 19—21 Stacheln besetzt, von denen die 4 die beiden Enden der Reihe bildenden größer sind; letztere messen 0,109, die übrigen 0,078 mm. Die Darmschenkel verlaufen bis an das hinterste Körperende; die Hoden liegen hintereinander im hinteren Körperdrittel, die Samenblase legt sich dicht vor dem Bauchsaugnapf; die Dotterstöcke finden sich in den Seitenrändern des Körpers und reichen vom Schwanzende bis zum Vorderrande des Bauchsaugnapfes, der Keimstock liegt unsymmetrisch rechts hinter dem Bauchsaugnapf, die Schalendrüse vor dem ersten Hoden; die Eier sind 0,091 mm lang und 0,057 mm breit.

STROSSICH<sup>1)</sup> führt nicht weniger als 20 Arten des Subgenus *Echinostomum* aus Vögeln auf, welche am besten durch die Zahl der den Mundsaugnapf umgebenden Stacheln unterschieden werden, die bald alle gleich groß sind, bald je 4 größere an den beiden Enden der Reihe zeigen. Die hier beschriebene Art gleicht am meisten dem *Distomum* (*Echinostomum*) *spinulosum* RUD., für das ich einen neuen Fundort, das Coecum von *Colymbus arcticus* angeben kann; hier findet man 22 Stacheln, die aber alle gleich groß sind; der 2,29 mm lange Körper ist viel gestreckter, denn die Breite verhält sich zur Länge wie 1 : 5,2, bei *D. pungens* wie 1 : 2,6, auch hier liegen die Dotterstöcke an den Seiten des hinteren Körperteils, reichen aber nach vorn nicht weiter als zum Vorder- rand des ersten Hodens.

***Distomum macrolaimus* n. sp.**

(Fig. 9.)

aus dem Darm von *Vesperugo pipistrellus*. Der Körper ist langgestreckt und 1,24 mm lang bei einer Breite von 0,24 mm, so daß die Breite sich zur Länge verhält wie 1 : 5. Der Mundsaugnapf mißt 0,122 mm, der über doppelt so kleine Bauchsaugnapf nur 0,0598 mm, der Ösophagus ist lang, die kurzen Darmschenkel enden kolbig schon vor dem Bauchsaugnapf; dicht vor letzterem findet man die Geschlechtsöffnungen und den großen Cirrusbeutel, hinter ihm etwas rechts den Keimstock, dahinter in der Mittellinie die Schalendrüse, welche den Dottersack teilweise einschließt; seitlich von diesen letztgenannten Organen liegen die Dotterstöcke; der Ovidukt zeigt am Ende eine starke Ringmuskulatur; er biegt sich vom Ootyp in der Schalendrüse nach hinten, liegt im hintersten Fünftel des Körpers mannigfaltig gewunden und verläuft dann wieder nach vorn bis zur Mündung; die von den Dotterdrüsen in den Dottersack führenden Dottergänge sind sehr deutlich. Die Hoden liegen unsymmetrisch hintereinander hinter der Schalendrüse, die von ihnen zum Cirrusbeutel leitenden Vasa deferentia sind klar erkennbar. Die Eier sind 0,0195 mm lang und 0,0117 mm breit, die Haut ist unbedornt.

Die unterscheidenden Merkmale der 5 bekannten, unsere Fledermäuse bewohnenden Distomen habe ich<sup>2)</sup> früher angegeben;

1) I Distomi degli Uccelli, Trieste 1892.

2) Archiv für Naturgesch., 1885, S. 249—250.

STOSSICH <sup>1)</sup> vermehrt die Zahl noch um 1, *Distomum Aristotelis*, welche er nach VAN BENEDEN's irrtümlich auf *Distomum chilostomum* zurückgeführte Form gründet, eine Art mit langen Darmschenkeln, doch kann ich aus VAN BENEDEN's <sup>2)</sup> Beschreibung und Abbildung einen Unterschied von *Distomum ascidia* nicht erkennen; die Haut soll hier unbedornt sein, was ich bei *D. ascidia* auch schon gefunden habe.

Lassen wir diese Art dennoch bestehen, so gehören zu den Formen mit langen Darmschenkeln und ohne Ösophagus, da die ersteren sich gleich vom Schlundkopf aus gabeln, *Distomum lima*, *heteroporum*, *ascidioides*, *Aristotelis*, zu denen mit langem Ösophagus und kurzen Darmschenkeln (*Dicrocoelium*) *Distomum ascidia*, *chilostomum* und *macrolaimus*.

*Distomum chilostomum* ist ausgezeichnet durch die mächtige Entwicklung des Mundsaugnapfes mit Längslippen.

*D. ascidia* hat 2 Hoden, die symmetrisch neben einander vor den weiblichen Geschlechtsorganen, neben dem Bauchsaugnapf liegen, der Körper ist verhältnismäßig dick, die Breite verhält sich zur Länge wie 1 : 2, und die ganze hintere Körperhälfte ist mit Eiergangswindungen erfüllt.

### ***Distomum erraticum* RUD.**

(Fig. 11.)

Mit Wahrscheinlichkeit führe ich auf diesen Namen ein im Darm von *Parus major* gefundenes *Distomum* zurück, das RUDOLPHI in *Parus coeruleus*, *palustris* und *pendulinus*, *Motacilla alba* und *Fringilla linaria* gefunden und zwar benannt, aber nicht beschrieben hat; DIESING identifiziert die Art unrichtigerweise mit *Distomum macrostomum* RUD.

Die Länge beträgt 3,04, die Breite 0,94 mm, die Haut ist unbedornt, der Mundsaugnapf ist größer als der Bauchsaugnapf, ersterer mißt 0,299, letzterer 0,238 mm; dieser liegt am Ende des ersten Körperviertels; die Darmschenkel sind lang, der Cirrusbeutel und Ovidukt mit sehr kräftigen Ring- und Längsmuskeln münden vor dem Bauchsaugnapf, der Cirrusbeutel liegt aber hinter letzterem und zieht mit seinem Ausführungsgang über ihn hin; hinter ihm liegt der Keimstock, dahinter die Schalendrüse, dann folgen die

1) I *Distomi* dei Mammiferi, Triesto 1892, p. 14.

2) *Mém. Acad. sc. Belgique*, XL, 1873, p. 27, tab. VI, fig. 7, 8, 19.

schräg hintereinander liegenden Hoden, während die Dotterstöcke an der Randzone des ganzen Körpers verteilt sind und ihre Ausmündungsgänge alle nach dem Orte senden, wo die Schalendrüse liegt; die Eier sind 0,0442 mm lang und 0,0234 mm breit.

***Distomum brachysomum* CREPL.**

lebt auch im Darm von *Actitis hypoleucos* vom Seeburger See.

***Taenia (Davainea) spinosissima* n. sp.**

(Fig. 12—13.)

Im Darm von *Turdus merula* lebt eine kleine Tanie, die bis 17 mm lang wird; der gegen den Proglottidenkörper nicht verbreiterte Scolex hat einen Durchmesser von 0,71 mm, weiter nach hinten verschmälert der Körper sich bis auf 0,35 mm; die Proglottidenbildung beginnt gleich hinter dem Scolex; ganz hinten beträgt:

der Proglottiden	Breite	1,78 mm,	ihre Länge	0,28 mm,
bei der vorletzten	"	1,18 "	" "	0,47 "
bei der letzten	"	0,99 "	" "	0,39 "

Die Saugnäpfe sind kreisrund und messen 0,21 mm, am Scheitel des Scolex bemerkt man einen dunklen Kreis, der einen Durchmesser von 0,46 mm hat; er wird gebildet durch Körnchenzellen, und hier stehen dicht gedrängt etwa 1000 winzig kleine Häkchen (Fig. 13), welche einen sehr großen Hebelast haben; ihre Länge beträgt nur 0,0074 mm, während der Hebelast 0,0156 mm groß ist.

Schon im Scolex beginnen die äußerst zahlreichen, meistens 0,013 mm langen und 0,0078 mm breiten Kalkkörperchen. Die Rindenschicht ist sehr mächtig und in ihrer ganzen Breite von getrennt voneinander verlaufenden Ring-, Longitudinal- und Dorso-ventralmuskeln durchsetzt; die Rinden- und Marksicht werden durch eine starke Lage sehr derber Längsmuskeln voneinander abgegrenzt; nach innen von dieser folgt eine Schicht Ring-, nach innen davon Parenchymmuskeln.

Die Geschlechtsöffnungen stehen marginal links und rechts abwechselnd, und wie bei *Taenia (Davainea) struthionis* erfüllen die Ovarien den größten Teil der Marksicht, und die in ihnen gebildeten Keimzellen bleiben am Orte ihrer Entstehung beständig liegen. Während bei den übrigen Tänien die zur Eibildung nötigen Elemente, die Keimzellen, die Dotterzellen, der Same, das Schalendrüsensekret, alle nach einem und demselben Punkte oder Raume,

dem Ootyp, geleitet werden, führen hier der Ausmündungsgang sowohl der weiblichen Samenblase (Receptaculum seminis), als auch des Dotterstockes durch mehrfache Verästelungen zu den einzelnen Ovarien, um sie mit Samen und Dottermasse zu versehen, während die Schalensubstanz von der Hülle der einzelnen Ovarien abgesondert wird. Vermutlich ist dieses Verhältnis dasselbe bei dem ganzen Subgenus *Davainea*.

***Taenia constricta* MOLIN.**

(Fig. 14.)

Diese Art lebt auch im Darm von *Turdus merula*; während KRABBE die Größe der Haken in sehr weiten Grenzen angiebt, da er die der größeren auf 0,029—0,040 mm, die der kleineren auf 0,027—0,036 mm bestimmt, fand ich die ersteren 0,0468, die letzteren 0,0416 mm groß, die Form ist in Fig. 14 wiedergegeben.

***Echinorhynchus clavula* DUJ.**

(Fig. 15.)

Im Mai 1893 erhielt ich durch die Güte des Herrn A. BECKER in Höxter eine Anzahl Äschen, *Thymallus vulgaris*, aus der Nethe, einem Zufluß der Weser, welche tot im Wasser gefunden waren, und fragte Herr BECKER, ob sich das massenhafte Absterben der Fische aus einer Untersuchung der gesandten Exemplare erkennen lasse.

Die hintere Hälfte der Fische war mit einem schleimigen, algenartigen Ueberzug versehen, der hier und da blutig durchtränkt war und die Haut verdickt und entzündet hatte; er bestand aus einer mächtigen Wucherung von *Saprolegniaceen*, gebildet von dem algenartigen Pilz *Achlya prolifera*, der häufig auf in Aquarien gehaltenen Fischen wuchert.

Im Darm der Fische fanden sich massenhafte Exemplare von *Echinorhynchus clavula* DUJ., welche ohne Zweifel die Lebenskraft der Fische herabgesetzt hatten; dadurch waren vermutlich ihre Bewegungen verlangsamt, so daß die Pilze sich auf ihnen ansiedeln und wuchern konnten, ähnlich wie auf den durch das Leben in Aquarien geschwächten Fischen, so daß der Parasitismus der Echinorhynchen wohl als die indirekte Todesursache anzusehen ist.

*Echinorhynchus clavula* ist nur zweimal, von DUJARDIN<sup>1)</sup>

1) *Histoire des Helminthes*, Paris 1845, p. 532.



oberflächlich, von HAMANN<sup>1)</sup> genau beschrieben. Ersterer fand ihn im Darm von *Abramis brama*, *Trutta fario*, *Gobius niger* und *Lepadogaster gouani* und ist ungewiß, ob *Echinorhynchus* aus *Cyprinus carpio*, *Esox lucius* und *Anguilla vulgaris* nicht auch hierhergehören, letzterer in *Trutta fario*; außer in *Thymallus vulgaris* habe ich die Art auch in letzterem Fisch gefunden.

Die Länge beträgt 10–15, die Breite 0,55–0,91 mm; der Körper erscheint bald cylindrisch, bald mit rosenkranzförmigen Einschnürungen, im Leben ist die Farbe meistens orangegelb; ein sogenannter Hals fehlt, die Haut ist unbedornt.

Das Rostellum ist 1,11–1,18 mm lang und 0,25–0,35 mm breit; es trägt 30–36 Querreihen von Haken, in jeder Querreihe stehen 10, ihre Größe beträgt 0,065–0,078 mm, die Länge des Wurzelastes gleicht ungefähr der des Hakenastes, und fand ich die Form genau so, wie sie von HAMANN abgebildet ist. HAMANN fand, daß die Lemmiskten im Querschnitt halbmondförmig sind mit einem großen Kern, und daß das Gehirn nicht, wie gewöhnlich, im Hinterende der Rüsselscheide, sondern in der Mitte derselben liegt; dementsprechend fand ich, daß, wenn man die Rüsselscheide in 32 gleiche Teile der Länge nach teilt, das Gehirn in den Abteilungen 14–21 gefunden wird.

Die Eier haben eine dreifache Hülle, von denen die mittlere die stärkste und vorn und hinten fingerförmig verdünnt ist; die Gesamtlänge beträgt 0,136–0,140, die Breite 0,023–0,026 mm (Fig. 15).

### ***Spiroptera crassicauda* CREPL.**

(Fig. 16–17.)

Vermutlich habe ich diese Art wiedergefunden zwischen den Magenhäuten von *Colymbus arcticus*; CREPLIN<sup>2)</sup> macht nur einige Größenangaben über eine *Spiroptera*, die er zwischen den Magenhäuten verschiedener *Colymbus*-, *Mergus*- und *Anas*-arten fand; später ist die Art nicht wieder beschrieben worden, und MOLIN<sup>3)</sup> muß CREPLIN's Notiz unbekannt geblieben sein, da er denselben Namen *Spiroptera crassicauda* einer Art giebt, welche zwischen den Magenhäuten von *Tinamus tao* und *strigulosus* lebt.

1) Die Nematelminthen, Jena 1891, S. 28, 34, 48, 98, Taf. VII, Fig. 5–8, 10–17.

2) *Novae observationes de entozois*, Berlin 1829, p. 3.

3) *Una monografía del genere Spiroptera*, 1859, p. 937.

Die Haut ist in Abständen von 0,0104 mm quer geringelt; am Kopfe stehen 2 dorsoventrale, noch vorn zugespitzte Lippen, und dicht dahinter findet sich jederseits eine 5—9-zackige Nackenpapille; hinter den Lippen zeigt die Haut einen Ring feiner Dornen (Fig. 16).

Die beiden Cirren des Männchens sind sehr ungleich; der rechte ist kurz und kolbenförmig, 0,088 mm lang, während der linke lang und dünn ist, am Ende gebogen und mit einem Widerhaken endend, er mißt 0,396 mm; man findet jederseits 4 prä- und 6 postanale Papillen, die hintersten 4 stehen in einer Querreihe (Fig. 17); sehr ähnlich ist das männliche Schwanzende von *Filaria hamata* aus *Falco nisus*.

Das weibliche Hinterleibsende ist rundlich abgestumpft, der Anus steht dem Schwanzende sehr nahe, und die höchst zahlreichen Eier sind 0,0264 mm lang und 0,0169 mm breit.

Die Maße stellen sich nach der von COBB angegebenen Nematodenformel in folgender Weise:

	Mundhöhle	Nervenring	Oesophagusende	Vulva	Anus	
Männchen	0,5	1,6	41,7	M.	97,8	5,49
	0,8	2,1	3,0	3,7	2,6	
Weibchen	0,2	0,9	18,0	58,9	93,5	15,14
	0,3	0,6	1,8	2,4	1,2	

Die Zahlen über dem Strich geben die Entfernung vom Kopfe an den bezeichneten Stellen, in Prozentsen auf die ganze Körperlänge berechnet, an, die Zahlen unter dem Strich die Körperbreite an denselben Stellen, ebenfalls prozentisch zur Gesamtlänge berechnet, das M. beim Männchen bedeutet die Mitte des Körpers, und die Zahlen hinter dem Strich bedeuten die wirkliche Länge in mm.

### *Filaria ochracea* n. sp.

(Fig. 18—19.)

Findet sich sehr zahlreich im Magen von *Thymallus vulgaris*, ist aber so winzig klein, daß die Tiere nur bei einer mikroskopischen Prüfung der die Magenwandung überziehenden Schleimmassen gefunden werden können.

Die Haut ist in Abständen von 0,0032 mm quergeringelt und ist ziemlich dick; die Mundöffnung ist von 3 wenig prominenten Lippen umstellt, auf jeder derselben steht am Scheitelpunkt eine kleine Spitze (Fig. 18); 0,19 mm vom Kopfe entfernt mündet

in der Bauchlinie das Exkretionsgefäß; Halskrausen und Nackenpapillen fehlen; der Ösophagus besteht aus 3 Abteilungen: 1) einem langen Vestibulum (Fig. 18), 2) einem muskulösen und 3) einem drüsigen Teil, deren Längen sich zu einander verhalten wie 1 : 6 : 8; um den vorderen Teil der 2. Abteilung, 0,15 mm vom Kopfende entfernt, legt sich der Nervenring. Das Männchen ist 3,12 mm lang und 0,15 mm breit; der Ösophagus nimmt  $\frac{1}{2,6}$ , der Schwanz  $\frac{1}{35,6}$  der Gesamtlänge ein; die Cirren sind sehr ungleich, der rechte, breitere ist 0,123 mm lang, der linke 0,352 mm; jederseits stehen 4 prä- und 6 postanale Papillen; die beiden vordersten postanal stehen nahe bei einander, die 4 hintersten bilden, wie bei *Spiroptera crassicauda*, eine Querreihe (Fig. 19).

Das Weibchen hat eine Länge von 3,20 und eine Breite von 0,16 mm; der Ösophagus mißt  $\frac{1}{2,7}$ , der Schwanz nur  $\frac{1}{116}$  der ganzen Körperlänge, die Vulva teilt den Körper in einen vorderen und hinteren Abschnitt, die sich verhalten wie 53 : 41.

Es verdient bemerkt zu werden, daß Filarien in Fischen höchst selten vorkommen.

### ***Filaria pulleis* n. sp.**

(Fig. 20—21.)

In *Gammarus pulex* fand ich eine Filarienlarve von schlanker Form und lebhaften Bewegungen; die Länge beträgt 1,408, die Breite 0,043 mm; die Haut ist in Abständen von 0,0036 mm queringelt; am Kopfende mit 2 seitlichen Papillen vor dem Ösophagus bemerkt man ein kleines Vestibulum (Fig. 20), der Ösophagus ist lang und mißt  $\frac{1}{2,5}$  der Gesamtlänge, der Schwanz  $\frac{1}{10,7}$ ; am Schwanzende stehen im Kreise 8 Spitzen und 0,042 mm davor seitlich 2 größere Dornen (Fig. 21). Durch letztere Kennzeichen unterscheidet die Form sich von *Filaria gammari*<sup>1)</sup>, einer ebenfalls in *Gammarus pulex* lebenden Larve; dieselbe ist viel größer, der Ösophagus ist kürzer, und der Schwanz mißt nur  $\frac{1}{116}$  der ganzen Länge. Ähnliche Dornen vom Schwanzende finden sich bei mehreren Filarien-Larven, so bei *Filaria glomeridis*, *vesperuginis*, *strigis*,

1) Archiv für mikroskop. Anat., XXXIX, S. 325—326, Taf. XV, Fig. 2.

gruis, stomoxeos; für das Genus *Filaria* ist außerdem neben der Länge des Ösophagus auch das Stachelpaar vor dem Schwanzende charakteristisch, wie es bei geschlechtsreifen Filarien, so bei *Filaria papillosa*, *gracilis* und *microstoma* beobachtet ist. Auch in anderen niederen Crustaceen sind Filarienlarven gefunden worden, so entdeckte HAMANN <sup>1)</sup> die Larve von *Filaria uncinata* in *Daphnia pulex*.

---

1) Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk., XIV, No. 17, S. 555—557.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXII und XXIII.

Fig. 1—8. *Tetracotyle typica*. *m* Mundsaugnapf, *s* Seitensaugnapfe, *b* Bauchsaugnapf, *u* Urnieri, *a* deren Ausführungsgang, *p* Porus, *pl* Plasmastränge.

Fig. 1—5. Totalbilder. Fig. 1. Jüngste Form. Fig. 2. Weiter entwickelte mit Saugnapfen. Fig. 3. Völlig entwickelte, bewegliche Form mit schüsselförmiger Vertiefung, in welche die 4 Saugnapfe münden, reich entwickeltes Gefäßsystem. Fig. 4. Unbewegliche Form mit stark verdickter Haut. Fig. 5. Unbewegliche Form, encystiert.

Fig. 6—8. Schnitte. Fig. 6. Frontaler Längsschnitt, in dem alle 4 Saugnapfe liegen; Plasmastränge und Lumen in der Urnieri. Fig. 7. Querschnitt, in dem die Seiten- und der Mundsaugnapf liegen; Plasmastränge. Fig. 8. Dorsoventraler Längsschnitt; Porenkanäle in der caudalen Grenze der vorderen Hälfte der Urnieri.

Fig. 9—11. Drei Distomen von der Bauchseite. *m* Mundsaugnapf, *b* Bauchsaugnapf, *h* Hoden, *k* Keimstock, *d* Dotterstock, *s* Schalendrüse. Fig. 9. *Distomum macrolaimus*. Fig. 10. *Distomum pungens*. Fig. 11. *Distomum erraticum*.

Fig. 12 und 13. *Taenia (Davainea) spinosissima*. Fig. 12. Scolex und erste Proglottiden. Fig. 13. Ein Haken.

Fig. 14. Haken vom Rostellum von *Taenia constricta*. *a* größerer, *b* kleinerer.

Fig. 15. Ei von *Echinorhynchus clavula*.

Fig. 16 und 17. *Spiroptera crassicauda*. Fig. 16. Kopfende. Fig. 17. Männliches Schwanzende von der Bauchseite.

Fig. 18 und 19. *Filaria ochracea*. Fig. 18. Kopfende. Fig. 19. Männliches Schwanzende von der Bauchseite.

Fig. 20 und 21. *Filaria pulicis*. Fig. 20. Kopfende. Fig. 21. Schwanzende.

# **Die Synascidien der Bremer Expedition nach Spitzbergen im Jahre 1889.**

Von

**Rob. Gottschaldt.**

**Hierzu Taf. XXIV und XXV.**

Die vorliegenden Untersuchungen sind in dem Zoologischen Institut der Universität Jena ausgeführt.

Für das Material schulde ich aufrichtigen Dank Herrn Professor Dr. KÜKENTHAL, der es im Jahre 1889 in Gemeinschaft mit dem verstorbenen Herrn Dr. A. WALTER auf seiner Bremer Expedition nach Spitzbergen gesammelt hat und es mir mit den Angaben über Fundort, Bodenbeschaffenheit, Fadentiefe etc. freundlichst zur Verfügung stellte.

Fixiert <sup>1)</sup> waren die Synascidien mit einer heiß zur Verwendung kommenden Lösung von Sublimat in Meerwasser, teilweise jedoch auch einfach durch Abtöten mit 70-proz. Alkohol. Sie waren ohne Ausnahme vorzüglich konserviert, und ließen sich sogar histologische Einzelheiten so gut erkennen, daß die ursprünglich rein systematische Arbeit in anatomischer und histologischer Beziehung erweitert werden konnte.

Die Methode war eine vorzugsweise mikroskopische, indem in erster Linie Schnittserien, hergestellt mit einem LEITZ'schen Mikrotom, untersucht wurden. Als Färbungsmittel bewährte sich GRENACHER's Borax-Karmin, besonders zur Färbung ganzer Individuen, für Schnittfärbung dagegen lieferte Alaun-Karmin bessere Resultate; Hämatoxylin wurde mit weniger gutem Erfolg angewandt.

---

1) KÜKENTHAL, Dr. WILLY und Dr. BERNH. WEISSENBOHN, Ergebnisse eines zoologischen Ausflugs an die Westküste Norwegens. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 19, S. 783.

Bd. XXVIII. N. F. XXI.

In der Systematik bin ich ganz HERDMANN<sup>1)</sup> gefolgt. Auch in der Terminologie schließe ich mich dem verdienten Forscher an, nur möchte ich die Begriffe Kolonie, System, Ascidiozoid durch *Cormus*, *Cormidium* und *Person* ersetzen. Die Begriffe *Cormus* und *Person* sind durch HAECKEL in seiner Generellen Morphologie<sup>2)</sup> genau festgelegt und seitdem in der Zoologie und Botanik heimisch geworden, es liegt daher kein Grund vor, sie durch neue zu ersetzen. Unter einem *Cormidium* würde ich eine Gruppe von nebeneinander gereihten Personen verstehen, denen außer der Testa noch eine Kloakalhöhle gemeinsam ist. Der *Cormus* wäre mithin ein Vielfaches entweder von *Cormidien* oder von einzelnen Personen, die verbunden sind durch einen gemeinsamen Mantel, die Testa.

*Botrylloides rugosum*, nov. sp.

(s. Taf. XXIV, Fig. 1.)

Der *Cormus* ist regellos krustenartig ausgebreitet. Seine Oberfläche ist uneben, aber weich, fast gallertig; die Farbe dunkel-purpurrot, am Rande, wo keine Personen sitzen, heller.

Die *Cormidien* sind unregelmäßig und schwer erkennbar. Die Personen sind in langen, verzweigten oder auch anastomosierenden Reihen angeordnet. Es giebt nur wenige gemeinsame Kloaken, die sich durch ihre weite, runde, erhaben geränderte und kannelierte Oeffnung auszeichnen.

Die Personen haben eiförmige Gestalt. Ihre Ingestionsöffnung ist klein, rund und ragt nur wenig über die Oberfläche des *Cormus* hervor; am Grunde des Ingestionssiphons befinden sich vier große und vier kleine Tentakeln, die alternieren. Der weite Perithorakalraum verbindet sich mit dem Kanalsystem der gemeinsamen Kloake durch einfache Spalten oder Löcher.

Die Testa bildet eine gallertige Masse, die durch Haufen von Pigmentzellen gefärbt ist. Viele kräftige Muskelfibrillen durchziehen dieselbe, verästeln sich und lösen sich in ein außerordentlich zartes Gezweig auf. Die Gefäße, von welchen die Testa durchsetzt ist, sind unverhältnismäßig weit und endigen in ampullenartigen Anschwellungen.

1) HERDMANN, WILLIAM A., Report on the Tunicata collected during the voyage of H. M. S. Challenger during the years 1873—1876. Part II. Ascidiae compositae. Challenger-Reports, Vol. XIV, 1886.

Derselbe, A revised classification of the Tunicata with definitions of the orders, suborders, families and analytical keys to the species. Linn. Soc. Journ. Zoology, Vol. XXIII.

2) HAECKEL, ERNST, Generelle Morphologie der Organismen, 1866.

Der Kiemendarm ist gut entwickelt. Er enthält ungefähr 12 Kiemenreihen. Die Spalten sind oval und von mittlerer Größe. An den Quergefäßen und ungefähr jedem fünften Längsgefäße befinden sich Membranen. Die letzteren sind im Querschnitt zungenförmig und nach dem Rückengefäß zu konkav gekrümmt. Das Endostyl ist geschlängelt. Der Darmtractus liegt am unteren Ende des Kiemendarms fast horizontal; das Rectum erhebt sich nur wenig und endet links vom Kiemendarm in einem mit rückgebogenem Rande versehenen Anus. Der Magen ist gefaltet. Die Darmdrüse ist klein, aber deutlich. Sie besteht aus zwei parallelen, kurzen Längskanälen, in welche zahlreiche Bläschen mit ihren sehr kleinen Ausführungsgängen einmünden. An Stelle der einfachen Bläschen können auch kleine Trauben den Längskanälen ansitzen, die gesondert in eine Anschwellung des Darms direkt vor dem Magen einmünden.

Die Gonaden liegen paarig zu beiden Seiten des Kiemendarms am unteren Ende desselben in der Tunica.

Fundort: 1  $\frac{1}{2}$ , geographische Meilen nördl. von Ryk-Ys-Inseln.

Bodenbeschaffenheit: Kleine Steine und blauer Mud.

Fadentiefe: 50—65.

Datum: 23. Juni 1889.

Es liegen acht Exemplare vor, die teils auf Muschelschalen, teils auf Hydroidpolyphen festgewachsen sind. Die ersteren bilden dünnere, tief dunkel-purpurrot gefärbte Krusten mit rosarotem Saume, die letzteren sind heller gefärbt, dicker, fast fleischig. Die Ränder der Cormen sind teilweise so weit nach oben zurückgebogen, daß die Oberflächen sich nahezu berühren und die Ingestionsöffnungen vollständig verborgen sind. Die Unterseite der Cormen zeigt dieselbe Färbung wie der Saum. In die weiche Testamasse sind zahlreiche Foraminiferen halb eingesenkt. Die Farbe der Cormen scheint in erster Linie hervorgerufen zu werden durch die weiten, in mächtigen Anschwellungen endigenden blutgefüllten Gefäße, in zweiter Linie durch die Haufen von Pigmentzellen, die in der Tunica bauchige, in den Perithorakalraum ragende Aussackungen bilden.

Die einzelnen Personen stehen senkrecht zur Oberfläche sehr nahe aneinander gereiht, sodaß zwischen ihnen eine äußerst dünne Testaschicht übrig bleibt. Nur am Rande und an der unteren Fläche gewinnt die Testa eine größere Ausdehnung; hier entwickeln sich auch die oben schon erwähnten Muskelfibrillen zu auffallender Länge und Stärke. In vielen leicht geschlängelten



oder fast gerade verlaufenden Strängen durchsetzen sie die ganze Testa, in welcher sie sich zu einem außerordentlich zarten Geäst verzweigen, das sich reichlich kreuzt und so den Schein eines fibrillösen Netzwerks erweckt. Die Testzellen sind sehr spärlich vorhanden und von geringer Größe.

Merkwürdige Verhältnisse zeigt der Darmtractus. Schon seine Lage weicht von der bei den anderen Synascidien ab, indem er in seiner ganzen Länge unterhalb des Kiemendarms horizontal verläuft und nur mit dem Anus sich bis an denselben erhebt. Dann aber sind auch seine Windungen durchaus abnormale. Der Oesophagus beschreibt nämlich eine S-förmige horizontale Schlinge und geht dann in den kleinen, quergefalteten, etwas schräg liegenden Magen über; unmittelbar hinter dem Magen beschreibt der Darm senkrecht zur Richtung desselben einen engen Kreis, um sich dann wieder zurückzuwenden und über den Magen weg und an dem Oesophagus vorbei nach hinten zu verlaufen. Kurz vor seinem Ende krümmt er sich ein wenig nach oben und öffnet sich durch den Anus. Der Darm hat mithin die Tendenz, möglichst wenig Raum einzunehmen, und sucht dies dadurch zu erreichen, daß die Darmschlinge hinter dem Magen zu einem engen Knäuel zusammengezogen wird. Ihre Erklärung findet diese Erscheinung wahrscheinlich in dem Raummangel, mit dem die zwischen der alten Generation sprossenden jungen Personen zu kämpfen haben.

Die Leberdrüse liegt nicht dem Rectum an, sondern dem unteren Ende des Oesophagus. Sie besteht aus birnförmigen Bläschen, die mit sehr kurzen Ausführungsgängen traubig verbunden sind. Diese Trauben sind mit ihrem Hauptductus an zwei auch verhältnismäßig kurzen Längskanälen hintereinander aufgereiht. Die letzteren münden getrennt in einen ringförmigen Wulst, zu welchem der Oesophagus vor seinem Eintritt in den Magen sich erweitert.

Von den Geschlechtsorganen konnte ich nur weibliche Gonaden konstatieren, die zu beiden Seiten des Kiemendarms neben dem unteren Drittel desselben in der Tunica lagen. Sie waren stets bei jungen Personen zu finden und bestanden in der Regel aus 3—5 Eiern. Bei vollständig erwachsenen Personen zeigten sich wohl an den entsprechenden Stellen der Tunica lebhafter gefärbte (z. B. bei Alaun-Karmin-Präparaten) Anschwellungen, doch war es mir unmöglich, an ihnen die Struktur von Hoden zu erkennen. Wahrscheinlich waren sie noch nicht entwickelt. Es würde hierdurch nur bestätigt, was für viele Synascidien ange-

nommen wird, daß nämlich die Geschlechtsprodukte der Personen nacheinander reifen, um die Selbstbefruchtung zu verhüten.

Von den vielen Species, die bisher aufgestellt, aber leider häufig ungenau beschrieben sind, nähert sich die obige am meisten dem *Botryllodes purpureum* <sup>1)</sup> von HERDMANN und der ebenso genannten Species von DRASCHE. Durch die charakteristische Struktur der Testa und durch den eigentümlichen Verlauf des Darmtractus weicht sie aber u. a. so bedeutend von ihnen ab, daß sie als eigene Species wohl gekennzeichnet ist.

*Synoeccum turgens*, PHIPPS.

(a. Taf. XXIV, Fig. 2 und Taf. XXV, Fig. 6—8.)

Der Cormus besteht aus einem einzigen Cormidium, in der Regel sind aber je zwei mehr oder weniger verwachsen, sodaß sie auf einem zweigeteilten Stiele vereinigt scheinen. Es kommt aber auch vor, daß viele Cormi nebeneinander auf gemeinsamen Grunde festsitzen und so einen einzigen großen Stock zu bilden scheinen, welcher sich aus zahlreichen Cormidien, deren Scheitel nahezu in einer Ebene liegen, zusammensetzt. Die Cormidien bleiben dabei oben frei, unten dagegen verwachsen sie entweder vollständig oder legen sich so dicht aneinander, daß sie sich gegenseitig abplatten. Es sind demnach alle Uebergänge zwischen einem einfachen Cormidium und einem aus Cormidien zusammengesetzten Cormus vorhanden.

Die Cormidien bestehen aus 4—9 Personen, die ganz regelmäßig kreisförmig um eine gemeinsame Kloake angeordnet sind und sich zu einem Cylinder zusammenschließen, der in der Scheitelfegend mehr oder weniger stark bauchig aufgetrieben ist. Oben auf dem Scheitel sieht man die Personen durch zarte Riefen getrennt, leicht hervorgewölbt und so eine plastische Rosette bildend, in deren vertieftem Mittelpunkt sich die gemeinsame ringförmige Kloakalöffnung nur wenig erhebt, um welche herum im Kreise geordnet die Ingestionsöffnungen liegen.

Die Personen sind 15—20 mm lang, durchschnittlich 1,5 mm breit und 1 mm dick. Sie sind deutlich in 3 Abschnitte geteilt, der Thorax ist ungefähr so lang wie das Abdomen, beide zusammen beinahe so groß wie das Postabdomen.

Die Testa ist halb knorpelig, grau und geht an der Oberfläche in reichliche, düten- oder kegelförmige Zotten über. Die

1) Später umgetauft in *B. tyreum*.

Matrix ist hell und homogen, von feinen Fibrillen durchzogen und reich an Testzellen, die gewöhnlich eine rundliche Gestalt haben und einen großen Kern besitzen oder auch langgestreckt und verzweigt sind. Große, blasenförmige Zellen wurden nicht beobachtet.

Die Tunica zeigt Längsbänder, die aus zahlreichen zarten Muskelfibern bestehen. Am Ende des Postabdomens finden sich in der Regel vier röhrenartige ektodermale Anhänge, die wahrscheinlich der Befestigung dienen.

Der Kiemendarm besteht jederseits aus ungefähr 15 Quer- und 30 Längsgefäßen, die mit Flimmerepithel ausgekleidete, lange, enge, ovale Kiemenspalten bilden. Selten ist die Gitterbildung unregelmäßig. Rückenzungen und breite Horizontalmembranen sind vorhanden. Die Ingestionsöffnung ist 6-lappig und mit einem doppelten Kranze kurzer, geschwollener Tentakeln versehen. Der Siphon der Egestionsöffnung ist schief abgeschnitten und oben in drei lange, unten in drei ganz kurze Zähne gespalten.

Die Geschlechtsorgane liegen im Postabdomen, die männlichen bestehen aus einem acinösen Hoden und Vas deferens, die weiblichen aus Ovarium und Ovidukt.

Fundort: Deeviebai.

Boden: Steine mit Laminarien.

Fadentiefe: 10—15.

Datum: 20. August 1889.

Diese Species ist zuerst von dem englischen Kapitän PHIPPS <sup>1)</sup> auf seiner Nordpolfahrt entdeckt und von GMEL <sup>2)</sup> fälschlicherweise unter die Korallen in das Genus *Alcyonium* eingereiht worden. SAVIGNY <sup>3)</sup> erkennt sie richtig als *Synascidie*, „*Thétye composée*“, und bildet aus ihr ein besonderes Genus. Die Beschreibung, welche er giebt, behandelt eingehend das Aeußere des Cormus, die Gestalt und Größe der Personen und den Verlauf des Darmtractus. Auf Seite 44 und 45 des unten citierten Werkes heißt es:

„Le pharynx est percé verticalement au fond du thorax; il est relevé en bourrelet, marqué de douze plis, et entouré par les deux derniers vaisseaux demi-circulaires des branchies. L'oesophage, qui descend tout droit, subit un étranglement avant son insertion à l'estomac. Celui-ci est ovoïde, tronqué aux deux bouts,

1) PHIPPS, *Itinera*, pg. 199, Tab. 13, Fig. 3.

2) GMEL, *Syst. nat.*, Tab. 1, pg. 3816.

3) SAVIGNY, *Mémoires sur les animaux sans vertèbres*, 1816.

charnu, garni de glandes vésiculeuses, et marqué sur le côté droit de quelques plis qui s'étendent du cardia au pylore. L'intestin éprouve, à peu de distance de l'estomac, un renflement traverse; il se dilate ensuite en une poche oblongue, après quoi il se rétrécit extrêmement: c'est le point où il se recourbe en se dirigeant en arrière. A peine commence-t-il à monter, qu'il se renfle une troisième fois pour donner un gros rectum qui passe obliquement sur le côté droit de l'estomac et de l'oesophage, et va se terminer au-devant du pharynx par un anus bifide. L'orifice auquel correspond cet anus se prolonge en un tube dont le bout est obliquement tronqué et fendu en trois dents, sous lesquelles on distingue souvent trois petites pointes, qui font voir que ce second orifice a, comme le premier, une tendance naturelle à se partager en six divisions. Les dents les plus longues font partie du limbe de la cavité centrale; de sorte que les rayons de la grande étoile que figure cette cavité centrale sont en nombre trois fois égales à celui des animaux, et par conséquent des petites étoiles qui l'entourent."

Die Horizontalmembranen an den Quergefäßen sind übersehen und dadurch der Irrtum erzeugt, daß die Längsgefäße dünner sind als die Quergefäße, in Wirklichkeit sind sie beide von derselben Stärke. Die ektodermalen Fortsätze, die Leberdrüse, das Herz, das Ganglion mit der Gangliondrüse und dem Flimmertrichter sind gar nicht erwähnt und die gerade hier recht interessanten geschlechtlichen Verhältnisse nur unvollkommen geschildert.

Wie Taf. XXV, Fig. 8 zeigt, zieht sich rings um das Rectum, und zwar von der Darmschlinge bis zum Eintritt desselben in den Perithorakalraum, ein stark dichotom verzweigtes Kanalsystem, dessen Hauptleitungen sich gegenüber dem Magen zu einem kurzen, dicken Rohr vereinigen, das sich mitten in den Magen öffnet. Die blinden Enden der Drüse sind zu birnförmigen Ampullen erweitert, ihre Wände mit kleinen, rundlichen, deutlich gekernten Zellen besetzt, die auf Schnitten einer Perlenschnur ähneln. Wenn sich an dem Alkoholmaterial auch nicht feststellen läßt, ob diese Drüse einer Leber identisch ist, so darf man doch wohl aus ihrer Einmündung in den Magen folgern, daß dieselbe direkt zu den Verdauungsorganen und nicht zum Cirkulationsapparat gehört, wie einige Autoren behaupten.

Das Herz ist keineswegs der einfache, von einem Pericard umschlossene Schlauch, wie es vielfach bei anderen Synascidien beschrieben worden ist; vielmehr zeigen sich folgende Verhält-

nisse. Fast am Grunde des Postabdomens, noch unterhalb der Geschlechtsorgane, liegt ein hufeisenförmig gebogener Schlauch, dessen Schenkel in den beiden Hälften emporsteigen, in welche das Postabdomen durch den Hohlraum<sup>1)</sup> zerlegt wird, der sich vom dorsalen Teil des Perithorakalraums abwärts bis zum Herzen erstreckt. Die Wandungen dieses Schlauchs sind von Muskelfasern gebildet, die schräg zu seiner Längsrichtung verlaufen und so regelmäßig angeordnet sind, daß die Kerne der Zellen reihenweise sichtbar werden. Der Querschnitt des Schlauchs (die Figuren 6, *a—p* auf Taf. XXV stellen 15 Querschnitte naturgetreu dar, die in ungefähr gleichen Abständen durch ein und dieselbe Person gelegt worden sind; ich habe absichtlich nicht schematisiert, um der Kritik Gelegenheit zu geben, die aus dem anatomischen Befunde von mir gezogenen Folgerungen zu prüfen) ist am Ende der Schenkel am kleinsten und von der Form eines gestreckten, schmalen Ovals, nach der Mitte nimmt er beträchtlich zu, um dann nach dem Grunde hin wieder etwas abzunehmen. Die Enden selbst sind geschlossen. Die Funktionsfähigkeit als Herz gewinnt dieser Schlauch erst dadurch, daß er sich um seine Längsachse einrollt, bis seine Seitenlinien sich so nahe kommen, daß nur noch ein ganz enger Spalt übrig bleibt. Hierdurch ist aus jedem Schenkel des Hufeisens gleichsam ein Hohlzylinder mit doppelter Wandung und einem Schlitz längs einer Seitenlinie entstanden. An der Spitze der Schenkel sind diese Cylinder schief abgeschnitten, indem der Schlauch mit abnehmendem Querschnitt die Fähigkeit sich einzurollen verliert. Am Grunde des Hufeisens wird vom Herzen das Entodermrohr<sup>2)</sup> durchbrochen, das sich demnach spaltet, aber kurz darauf neben dem Herzen blind endigt (Taf. XXV, Fig. 6 *l, m, n*). Hier ist die Einrollung eine vollständige und der Spalt total geschwunden, so daß in der That auf eine kurze Strecke ein Schlauch mit doppelter Wandung gebildet wird. Es liegt nun nahe, die äußere Wandung mit dem Pericard, den Hohlraum zwischen der inneren Wandung mit dem Herzen zu identifizieren. Zwischen dem Pericard und dem eigentlichen Herzschlauch ist ein Raum geschaffen, welcher die Beengung des Herzens durch die im Postabdomen recht dichten Haufen des Mesoderms verhütet und die Bewegungsfähigkeit des Herzens vermehrt.

---

1) Das Entodermrohr KOWALEVSKY's.

2) KOWALEVSKY, Ueber die Knospung der Ascidien. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 10, pg. 441, 1874.

Lassen wir die peristaltische Bewegung — dafür sprechen die Lagerung der Muskelzellen und die Beobachtungen<sup>1)</sup>, die an lebenden Tieren gemacht worden sind — beginnen. Mit dem Ausdehnen der Herzmuskeln ist ein Einströmen des Blutes von oben verbunden; setzt sich dann diese Ausdehnung nach unten fort, so tritt das Blut durch den Spalt auch von der Seite ein. Dieser Spalt funktioniert offenbar wie ein Ventil, er öffnet sich bei der Diastole und schließt sich bei der Anastole. Nur so läßt sich bei der Lage des Herzens erklären, daß auch das Blut, welches das Herz umspült, an der Cirkulation teilnimmt, nur so läßt es sich begreifen, weshalb es nicht notwendig ist, daß das Blut dem Herzen durch Gefäße zu- und abgeführt wird. Eine rhythmische Bewegung des ganzen Herzens scheint ausgeschlossen, weil dann immer nur dasjenige Blut, in welchem das Herz gewissermaßen hängt, aufgesogen und wieder ausgestoßen würde, also keine Cirkulation durch den ganzen Körper eintreten könnte.

Auch die Möglichkeit der Umkehrung der Stromrichtung einzusehen, bietet nicht die geringste Schwierigkeit.

Zu der Beschreibung, welche MILNE-EDWARDS über die Cirkulation des Blutes bei Synascidien giebt, möchte ich noch hinzufügen, daß die Bahnen im Abdomen und Postabdomen unregelmäßige Lakunen bilden, daß aber an der Grenze zwischen Thorax und Abdomen bei *Synoecum turgens* eine Art Cölongang entwickelt ist, in welchem die Blutbahn zu einer einfachen sich gestaltet und auf der ventralen Seite in den Ventralsinus, auf der dorsalen in das weite Rückengefäß übergeht. Hierdurch wird verhindert, daß der Blutstrom in den Perithorakalraum und nach außen gelangt.

Die Beobachtungen, welche SAVIGNY, LISTER<sup>2)</sup>, MILNE-EDWARDS, GIARD<sup>3)</sup> u. a. über die Herzen anderer Synascidien gemacht haben, stimmen nicht überein mit meinen eben geschilderten Beobachtungen über *Synoecum turgens*. Nur MAURICE<sup>4)</sup> hat Ähnliches gefunden bei *Amaroecium torquatum*, nämlich ein hufeisen-

---

1) MILNE-EDWARDS, *Observations sur les Ascidies composées*, 1848.

2) LISTER, J. J., *Some observations on the structure and functions of tubular and cellular Polypi and of Ascidiae*. Philos. Trans. 1834.

3) GIARD, A., *Recherches sur les Synascidies*, 1872.

4) MAURICE, CHARLES, *Sur l'appareil cardiaque, le tube digestif, et les organes génitaux de l'Amaroecium torquatum*. Comptes rendus Ac. Paris, T. 103, 1886, p. 504—506.

förmig gebogenes Herz mit einem bedeutend nach oben erweiterten, geschlossenen Pericard: „La cavité péricardique remonte excessivement loin de chaque côté; chacune de ses branches va se terminer en cul-de-sac.“ Ferner heißt es: „La cavité cardiaque est ouverte, non seulement à ses deux extrémités, comme chez les Ascidies simples et sociales, mais sur toute sa longueur.“ Wie nun das unten im geschlossenen Pericardsack befindliche Herz seine Funktionen erfüllen soll, bleibt ein Rätsel, welches sich wahrscheinlich dadurch löst, daß MAURICE ungenau beobachtet hat. Im übrigen bin ich weit entfernt, meine anatomischen Befunde bei Synoecum auf andere Ascidien übertragen zu wollen, im Gegenteil bin ich der festen Ueberzeugung, daß bei der außerordentlichen Variabilität der anatomischen Verhältnisse der Synascidien auch das Herz verschiedentlichst entwickelt sein wird. Bei Synoecum, das wegen der Größe und verhältnismäßig freien Lage des Herzens ein ausgezeichnetes Untersuchungsobjekt ist, scheint mir ein Entwicklungszustand vorzuliegen, der den Uebergang vom einfachen Röhrenherzen zu einem mit Pericard versehenen Röhrenherzen vermittelt. Nehmen wir an, daß die Mesodermmassen im Postabdomen sich kräftig vermehren, so werden die lakunären Räume um das Herz mehr und mehr schwinden, der Spalt wird teilweise außer Funktion gesetzt werden und an einzelnen Stellen verwachsen, es werden Spalten übrig bleiben, die sich endlich auch schließen. Das Resultat ist ein doppelwandiger, an beiden Enden offener Schlauch, d. i. ein Röhrenherz mit Pericard.

Das Ganglion (s. Taf. XXV, Fig. 7) liegt zwischen der E- und Ingestionsöffnung und besteht aus einer kernarmen Centralmasse und einer unregelmäßigen, mehrreihigen, deutlich gekerntten Schicht von Ganglienzellen. Direkt unter dem großen, fast eiförmigen Ganglion liegt die aus blasigen, großkernigen Zellen zusammengesetzte Drüse, die sogenannte Hypophyse. Von ihr geht nach vorn und hinten je ein Ductus aus, welche zwischen Ganglion und Drüse sich bedeutend verengern und miteinander zusammenhängen scheinen. Der erstere ist der Ausführungskanal für die Sekrete der Drüse und öffnet sich mit einer trompetenartigen Erweiterung unmittelbar unter dem Rückenwulst des Peripharyngealbandes in den Kiemendarm. Das Innere der Trompete ist mit langen Flimmern versehen, die weit aus der Oeffnung hervorragen und ein ansehnliches Flimmerpolster bilden. Der zweite Ductus verläuft nach der Egestionsöffnung und erweitert sich direkt unter dem Ektoderm zu einer ellipsoidischen Ampulle.

Die vom Ganglion abgehenden Nervenfasern ließen sich nur in der Nähe desselben gut verfolgen (s. Taf. XXV, Fig. 7).

Die Geschlechtsorgane sind gut entwickelt. Das Ovarium bildet einen langen Schlauch, der im Postabdomen an der dorsalen Seite verläuft, dann, in den Eileiter übergehend, sich an das Rectum anschmiegt, um kurz unter dem mit zwei S-förmig gebogenen Lappen versehenen Anus sich seitlich in den dorsalen Perithorakalraum zu öffnen. Der Ovidukt ist weit, sein Querschnitt zeigt ein schmales, langes, vielfach ausgebuchtetes und gebogenes Lumen, seine Wandung ein kubisches Epithel. Die Eier liegen dicht gedrängt im Ovar und zeigen jedes Stadium der Entwicklung, ausgenommen das der Reife. Merkwürdigerweise finden wir die reifen Eier einzeln oder in kleinen Haufen rings um den Darm in dem Bindegewebe und zwischen der Leberdrüse und zwar an dem Teile des Rectums, der unterhalb des Kiemendarms und oberhalb der Darmschlinge liegt. Es folgt daraus, daß die Eier vor vollendeter Reife durch den Ovidukt das Ovarium verlassen und an dem Rectum niedersinken. Hier legen sie sich fest, reifen vollständig aus, hier werden sie vermutlich auch befruchtet und hier machen sie die ersten Stadien der Entwicklung durch. Als geschwänzte Larven verlassen sie dann auf dem wohl gebahnten Wege durch den dorsalen Perithorakalraum und die Egestionsöffnung das Muttertier. Bemerkenswert ist noch, daß die Eier am Darm halb eingehüllt waren in ein Follikelepithel von kleinen, rundlichen, großkernigen Zellen, die vermutlich aus dem Ovar mit fortgerissen waren.

Die männlichen Geschlechtsorgane sind eng verbunden mit den weiblichen. Das Vas deferens, ein ziemlich weites Gefäß von kreisrundem Querschnitt, endigt dicht am Anus kurz über dem Ovidukt und schließt sich seiner ganzen Länge nach an den Ovidukt an. Bereits im Abdomen beginnt es sich zu verzweigen und die Vasa efferentia einseitig nach der Mitte des Postabdomens zu auszusenden, wo diese in eiförmigen Follikeln endigen.

***Polyclinopsis haeckeli*, nov. sp.**

(s. Taf. XXIV, Fig. 3, und Taf., Fig. XXV 1—4.)

Der Cormus bildet eine dicke, fleischige Masse und nähert sich am meisten der Knollenform. Er ist bald regelmäßig gerundet, fast kugelig, bald vielfach gedrückt oder gebuchtet und



bedeutend in die Breite und Dicke gewachsen. Die Oberfläche ist rau und uneben, die Farbe aschgrau. Der größte Cormus mißt 3 cm in der Länge, 9 cm in der Breite und 5 cm in der Dicke.

Die Cormidien setzen sich aus 5—12, in der Regel 7 Personen zusammen, die sich kreisförmig, elliptisch oder polygonal um die gemeinsame, heller gefärbte Kloakenöffnung gruppieren, nur selten sind zwei Cormidien verschmolzen.

Die Personen sind in drei Abschnitte geteilt; das Abdomen ist vom Thorax abgeschnürt und dorsalwärts verschoben, das Postabdomen ist dem unteren Teile des Abdomens ventral seitlich angefügt und von bedeutender Länge, meistens stark gekrümmt.

Die Testa ist halb durchsichtig und in ihrer ganzen Ausdehnung von Sandkörnern durchsetzt, deren Zahl nach der Oberfläche hin bedeutend zunimmt, ohne jedoch eine differenzierte Schicht zu bilden.

Die Tunica ist mit zarten Längsmuskelbändern versehen und normal entwickelt. Der Kiemendarm ist groß und besteht aus 12 Quer- und jederseits 30 Längsgefäßen, die ein Netz von regelmäßigen, nahezu rechteckigen Spalten bilden. Muskulöse, mit Flimmerzellen besetzte Horizontalmembranen bedecken die Quergefäße, zungenartige Fortsätze am Dorsalgefäß ragen in den Kiemendarm hinein. Die Ingestionsöffnung ist rund, die Egestionsöffnung oben mit einem rinnenartigen, gespaltenen Fortsatz versehen.

Der Darmtractus bildet eine einfache hufeisenförmige Schlinge, die senkrecht in das Abdomen hinabhängt. Magen und Rectum sind stark gefaltet.

Der Hoden ist eine einzige, große, tubulöse Drüse. Das Vas deferens ist nicht spiralig um den Hoden aufgewickelt, wohl aber geht es in niedrigen, schmalen Windungen von dem Hoden ab; am Rectum (innerhalb des Thorax) verläuft es fast geradlinig.

Das Ovar liegt im Postabdomen. Ein Ovidukt scheint nicht vorhanden zu sein.

Fundort: Deeviebai, nahe der Berentine-Insel.

Bodenbeschaffenheit: Steine mit Laminarien.

Tiefe: 15 Faden.

Datum: 23. Aug. 1889.

Zur Untersuchung liegen 10 Cormen vor. Sie sind in der Mehrzahl von ansehnlicher Größe und zeichnen sich sämtlich durch eine feine, gleichmäßige, schwarze Sprenkelung aus, die durch eingelagerte kleine Sandkörner erzeugt ist (s. Taf. XXV, Fig. 1). Die

Cormidien sind leicht erkennbar, die weißlichen Ingestionsöffnungen der Personen heben sich scharf von der gelblichen, ovalen Kloakalöffnung ab.

Schneiden wir einen Cormus senkrecht zur Oberfläche durch, so sehen wir an der oberen Hälfte des Cormus die zahlreichen langen Personen dicht nebeneinander gereiht, zwischen sich nur eine äußerst dünne Testalamelle lassend, an der Basis des Stockes aber finden wir Querschnitte, halbe und volle Längsschnitte der gelben Postabdomina bunt durcheinander. Eine Verbindung derselben mit dem Abdomen oder dem weißen Hoden ist auf den ersten Blick nicht zu erkennen. Eine genauere Untersuchung zeigt jedoch, daß die Postabdomina mit einem langen, farblosen Ende sich seitlich von den Hoden an das Abdomen anlegen (s. Taf. XXV, Fig. 4). Nur bei sehr wenigen Personen reicht die gelbe Masse im Postabdomen direkt bis zum Abdomen. Daß die verschlungenen Massen Postabdomina sind und keine einfachen Ektodermfortsätze, lehrt ihre Histologie und Anatomie, die der von Synoecum turgens bis auf den Mangel der Hoden völlig gleichen. Wir finden: 1) dasselbe Ektoderm, 2) das massig angeordnete und von Lakunen durchzogene Mesoderm, 3) den mit Eiern verschiedenster Stadien gefüllten Geschlechtstubus, 4) das platte Entodermrohr und 5. das Herz.

Die Hoden dagegen liegen im Abdomen direkt an der Darm-schlinge. Es ist diese Thatsache außerordentlich merkwürdig, weil es meines Wissens der erste Fall ist, daß bei Synasoidien die weiblichen und männlichen Geschlechtsorgane getrennt in verschiedenen Körperabschnitten liegen. Bei der Wichtigkeit dieser Frage habe ich eine große Anzahl von Personen untersucht und konstatiert, daß bei jüngeren Personen sich ein Tubus dorsal direkt unter dem Ektoderm durch das Postabdomen hinzieht; derselbe ist mit Eiern angefüllt, die vorzugsweise hintereinander liegen und jugendliche Stadien zeigen. Bei fortgeschritteneren Personen finden sich dichte Eihaufen, rings das Entodermrohr einschließend und dasselbe teilweise einengend, am obersten Teile des Postabdomens in allen Stadien der Entwicklung (s. Taf. XXV, Fig. 3); bei anderen liegen dieselben Eimassen mitten im Kiemendarm. Hieraus kann man wohl, ohne einen Fehlschluß zu thun, folgern, daß die im Postabdomen herangereiften Eier sich am oberen Ende desselben sammeln, in den Kiemendarm eindringen und diesen als Brutraum benutzen.

Der Hoden (s. Taf. XXV, Fig. 2) war bei vielen Personen voll gepropft mit Spermatozoen, die in dichten langen Bündeln auch

das Vas deferens erfüllen. Dasselbe schlängelt sich in zahlreichen engen Windungen an das Rectum heran und bleibt mit diesem bis zum Anus vereinigt, unter welchem es sich öffnet. Auch der Darm ist stark geschlängelt und mit sackartigen Ausbuchtungen versehen, wodurch seine Verdauungsfläche außerordentlich vergrößert wird. Der Magen ist voluminös, glattwandig, mehrere Male quer- und einmal längsgefaltet. Die Darmdrüse ist nur kümmerlich entwickelt, sie hebt sich kaum von der Wandung des Darmrohrs ab und verzweigt sich nur wenig.

Der geräumige Kiemendarm gleicht einem regelmäßigen Gitter mit langen, schmalen Spalten. Die an den Quergefäßen hängenden Horizontalmembranen sind längs ihrer Basis von starken Muskelbändern durchzogen. An der Kreuzungsstelle des weiten Dorsalgefäßes und der Quergefäße erheben sich zugespitzte Rückenungen.

Die Ingestionsöffnung ist mit einem kräftigen Sphincter und an ihrem Grunde mit einem Kranze von zahlreichen, in der Regel fast gleich langen Tentakeln versehen; die Egestionsöffnung ist schief abgeschnitten und oben kurz gespalten. Das Endostyl verläuft geschlängelt, seine Drüsenwände sind höher als gewöhnlich und in der Nähe des radial gefalteten Oesophagus zu einem Kanal geschlossen.

Ganglion, Drüse und Flimmerductus sind normal, letzterer rein glockenförmig.

In Bezug auf das System nehmen die Cermen eine isolierte Stellung ein. Den Polycliniden, denen sie wegen der in drei Regionen geteilten Personen am meisten verwandt scheinen, kann man sie nicht zurechnen, weil die Geschlechtsorgane getrennt liegen und die Hoden sich nicht aus traubenförmig angeordneten Follikeln zusammensetzen. Von den Distomiden trennt sie noch der gänzliche Mangel ektodermaler Anhänge und eines Stiels. Mit den Didemniden haben sie den tubulösen Hoden, den zartwandigen Magen und die enge Verbindung von Thorax und Abdomen gemein, verschieden sind sie von ihnen durch die Anwesenheit eines Postabdomens und regelmäßiger Cormidien, die Kreisform der Ingestionsöffnungen etc.

Die Botrylliden, Diplosomiden, Coelocormiden und Polystyeliden kommen gar nicht in Betracht. Ich halte es daher für nötig, eine neue, außerhalb der bisher bekannten Familien stehende Gattung aufzustellen und zwar mit folgender Diagnose:

**Polyclinopsis nov. gen.**

Cormus dick, massiv, gerundet.

Cormidien kreisförmig, elliptisch, zuweilen zusammenfließend.

Personen in drei Abschnitte geteilt. Postabdomen sehr lang, dem Abdomen seitlich durch einen langen Hals angefügt.

Testa halbkugelig, durch eingelagerte Sandkörner steif gemacht.

Kiemendarm gut entwickelt, ungefähr 12 Kiemenreihen. Rückengefäßzungen und Dorsalmembranen vorhanden.

Tentakeln einfach und zahlreich.

Darmkanal bildet eine einfache Schlinge, die senkrecht in das Abdomen hineinhängt.

Geschlechtsorgane getrennt. Hoden im Abdomen, Ovar im Postabdomen.

Die vorliegende Species sei zu Ehren meines hochverdienten Lehrers, des Herrn Prof. Dr. E. HAECKEL, *P. haeckeli* benannt.

Nicht unerwähnt möchte ich lassen, daß ich bei *Polyclinopsis* sowohl als auch bei *Synoecum* unmittelbar hinter den Tentakeln der Ingestionsöffnung Suktorien in größerer Zahl gefunden habe. Dieselben hatten in der Regel ellipsoidische Gestalt, saßen an dem einen Ende fest und trugen an dem freien Ende geknöpfte Saugröhren. Die einfache Zelle, aus der sie bestanden, enthielt viele Kerne (s. Taf. XXV, Fig. 5). Offenbar sind diese Suktorien im Jugendzustande, als sie noch mit Wimpern versehen waren, in die Synascidien eingewandert, wo sie sich an der Ingestionsöffnung festsetzten, um auf die von dem lebhaften Wasserstrom mitgeführte Nahrung zu fahnden. Da die Suktorien sich darauf beschränken, die erbeuteten Infusorien auszusaugen, so fällt der Rest ihres Zellleibes der Synascidie anheim, es liegt hier mithin eher eine Art von Symbiose als von Parasitismus vor.

**Leptoelimum structum nov. spec.**

(s. Taf. XXIV, Fig. 4 a u. b; Taf. XXV, Fig. 9.)

Der Cormus ist als dünne, krustige Masse auf Laminarien aufgewachsen, die er rings umschließt. Seine Oberfläche ist rau, höckerig, von weißlicher Farbe und regellos dunkel gefurcht.

Die Cormidien sind unregelmäßig und undeutlich; zahlreiche, in anastomosierenden Reihen stehende Personen haben eine gemeinsame, große, runde, erhabene Kloakalöffnung.

Die Personen stehen im allgemeinen senkrecht zur Oberfläche und zerfallen deutlich in Thorax und Abdomen, die durch einen engen, ziemlich langen Hals verbunden sind.

Die Testa enthält viele Muskelfibrillen und regelmäßig gestaltete Kalkspicula. Die letzteren gleichen Kugeln, die allseitig mit stumpfen, kurzen, cylindrischen Höckern besetzt sind. Um die Ingestionsöffnungen sind die Spicula besonders dicht angeordnet, die obere äußere Schicht zwischen zwei Ingestionsöffnungen ist dagegen völlig frei von ihnen. Die Testzellen sind groß und haben die gewöhnliche Gestalt. Blasige Zellen sind nicht vorhanden.

Der Mantel ist schwach entwickelt.

Der Kiemendarm ist gefaltet und hat vier Kiemenreihen; die Stigmen sind lang, eng und an beiden Enden zugespitzt.

Das Endostyl ist schmal, niedrig und verläuft geschlängelt.

Der Darmtractus beschreibt (unter dem Magen) zwei enge Schlingen und ist fast zu einem Knäuel zusammengezogen, der sich durch den langen Oesophagus und das Rectum mit dem Thorax verbindet.

Der Hoden ist eine tubulöse Drüse. Das Vas deferens windet sich nur einige Male um denselben und verläuft dann wie gewöhnlich.

Die Eier liegen in geringer Zahl in der Tunica und erreichen eine beträchtliche Größe.

Fundort:  $1\frac{1}{2}$  geographische Meilen nordöstlich von den Ryk-Ys-Inseln.

Boden: Kleine, glatt gewaschene Steine und etwas blauer Mud.

Tiefe: 65 Faden.

Datum: 23. Juni 1889.

Das Äußere der vorliegenden Cormen ist außerordentlich abhängig von dem Substrat, welchem sie aufgewachsen sind. Bald bilden sie eine ebene Fläche, von der die geschlossenen Ingestionsöffnungen sich als heller gefärbte kleine Höcker erheben, bald erscheinen sie unregelmäßig gefaltet und gebuchtet. Auch die Farbe variiert vom reinen Weiß bis zum bläulichen oder gelblichen Grau; im allgemeinen nimmt sie mit der Dicke des Cormus an Helligkeit zu. Immer zeigen sich dunklere, unregelmäßig verzweigte Furchen. Alle diese Erscheinungen finden ihre Erklärung bei einer genaueren Untersuchung der Testa. Dieselbe läßt nämlich verschiedene verschiedene Schichten deutlich unterscheiden. Zunächst fällt eine

Lage auf, die der Spicula völlig entbehrt (s. Taf. II, Fig. 9). Dieselbe zieht sich zwischen den Ingestionsöffnungen zweier Personen hin, ist zwischen denselben am dicksten und verschwindet an den Ingestionsöffnungen selbst, wo die Spicula sich stark häufen. Unter dieser Schicht folgt eine zweite, in welcher sich die Spicula zunächst so eng gruppieren, daß sie gewissermaßen eine besondere Lage parallel zur Oberfläche bilden, darunter aber sind sie unregelmäßig in größeren Abständen zerstreut. Darauf folgt ein weites Kanalsystem, parallel zur Oberfläche, nur unterbrochen von dem Thorax der einzelnen Personen, an wenigen Stellen jedoch auch von Testamassen, welche die einzelnen Cormidien zu trennen scheinen. Die Schicht unter diesem Kanalsystem enthält noch weniger Spicula und birgt in sich die Abdomina der Personen. Mit dem Substrat scheint der Cormus keine innigere Verbindung einzugehen, da er sich von demselben ohne Schwierigkeit ablösen läßt.

Die Personen sind von gelblicher Farbe und klein. Der Ingestionssiphon ist lang und öffnet sich trichterförmig nach außen, umgeben von einem kräftig entwickelten Sphincter. Das Ganglion liegt auf der dorsalen oberen Ecke und ist bedeutend größer als die Hypophysis, deren Flimmerkanal von cylindrischer, etwas bauchiger Gestalt ist. Der Kiemendarm hat vier weite Quergefäße, die jederseits von sechs Längsgefäßen rechtwinklig durchschnitten werden, so daß schmale, zugespitzte, mit Flimmerepithel geränderte Kiemenspalten entstehen. Der Oesophagus, von derselben Länge wie der Kiemendarm, führt in einen großen, cylindrischen, glattwandigen Magen, der an den Ein- und Austrittsstellen des Darms tief eingebuchtet ist, sodaß Querschnitte den Magen und Darm gleichzeitig treffen und in zwei konzentrischen Kreisen zeigen. Kurz unter dem Magen biegt sich der Darm zum ersten Male nach oben und rechts, wendet sich aber noch neben dem Magen dorsalwärts bis zum Oesophagus, um mit diesem bis zum Eintritt in den Thorax vereint zu bleiben und den schon oben erwähnten langen Hals zu bilden. An der Dorsalseite steigt das Rectum knapp bis zur Mitte des Thorax auf und öffnet sich dann mit einem S-förmig gelappten Anus direkt in das gemeinsame Kloaken-Kanalsystem. Es existiert demnach kein dorsaler Perithorakalraum und auch keine Egestionsoffnung, welche die Verbindung der Kloake der Person mit derjenigen des Cormidiums vermitteln könnte, es sei denn, daß man den freien Raum zwischen Anus und der oberen dorsalen Ecke des Kiemendarms als große, seitliche Egestionsoffnung auffassen wollte. Diese Annahme ge-

winnt aber an Berechtigung, wenn man bedenkt, daß bei einigen Species unserer Gattung (z. B. bei *Leptoclinum coccineum* und *granulosum* v. DRASCHE)<sup>1)</sup> der Egestionssiphon durch ein einfaches seitliches Loch ersetzt ist, und wenn man nicht übersieht, daß bei unserer Species sich vom Thorax aus an der Grenze des Verbindungskanals hin eine lange, schmale Zunge erstreckt, die offenbar mit der Atrialzunge anderer Leptoclinen identisch ist.

Die Geschlechtsorgane liegen längs der Darmschlinge und zwar rechts von derselben.

Der Hoden ist eine einzige tubulöse Drüse und wird vom Vas deferens nur in einigen Windungen umschlungen. Die Eier habe ich entweder in bescheidener Zahl hintereinander aufgereiht und nach der Größe geordnet gefunden, oder es war nur ein einziges, ungewöhnlich großes, elliptisches Ei vorhanden, das von einem doppelten Kranze großkerniger Zellen umgeben war.

Herz und Leberdrüse waren vorhanden, aber weniger gut entwickelt.

Schließlich seien noch die ektodermalen Anhänge erwähnt, die sich vom Abdomen abzweigen und mit einer Anschwellung endigen.

In Bezug auf die systematische Stellung gehört diese Species unstreitig zu dem von MILNE-EDWARDS 1841 geschaffenen Genus *Leptoclinum*, dem durch GIARD, VON DRASCHE und HERDMANN ohne Grund, wenn auch nicht ohne Glück, ein anderer Umfang gegeben worden ist. SAVIGNY hatte nämlich behauptet, daß die beiden Gattungen *Didemnum* und *Eucoelium* keine gemeinsame Kloake besäßen: „Les systèmes n'ont ni cavité centrale ni circonscriptiions apparentes.“ Als nun MILNE-EDWARDS bei einigen *Didemniden* eine gemeinsame Kloakenhöhle entdeckte, fügte er diesen beiden Gattungen noch die neue „*Leptoclinum*“ hinzu und zwar mit folgender Bemerkung:

„La plupart des espèces de *Didemniens* que j'ai rencontrées sur les côtes de la Manche, offrent bien la conformation générale propre au genre *Didemne* de SAVIGNY, mais s'en distinguent, ainsi que du genre *Eucoelie*, par un caractère que j'ai déjà signalé chez certains *Polycliniens*: l'orifice anal au lieu de s'ouvrir isolément à la surface externe de la masse commune, débouche dans des cloaques communs, plus ou moins rameux de la même manière que chez les *Amarouques*“ (S. 80).

1) DRASCHE, R. v., Die Synascidien der Bucht von Rovigno. Wien 1883.

Bei *Amaroucium* aber heißt es S. 67: „Leur anus débouche dans une sorte de cloaque commun, qui affecte la forme d'un gros canal creusé dans la masse commune, presque toujours ramifié inférieurement et terminé à son extrémité opposée par un grand orifice excréteur.“

Aus der letzten Bemerkung folgt augenscheinlich, daß sich MILNE-EDWARDS über *Leptoclinum* ungenau ausgedrückt hat, indem er die Egestionsöffnung (l'orifice anal) mit dem After (l'anus) wechselte. Bei *Amaroucium*, bei welchem die Verhältnisse dieselben sein sollen, hebt er ja ausdrücklich hervor, daß der After in das verzweigte Kanalsystem mündet. Dazu kommt noch, daß MILNE-EDWARDS das Genus *Amaroucium* wegen der gemeinsamen Kloake sogar *Synoecum* gegenüberstellt, obgleich bei diesem von SAVIGNY eine gemeinsame Kloake ausführlich beschrieben und vielfach deutlich abgebildet worden ist, also MILNE-EDWARDS wohl bekannt sein mußte. Ich suche nun die Lösung des Rätsels in dem Umstande, daß die *Didemniden*, aus denen MILNE-EDWARDS die Gattung *Leptoclinum* schuf, sich dadurch charakterisierten, daß der Anus in keine individuelle Kloake mündete, sondern sich direkt in das Kanalsystem der gemeinsamen Kloake des *Cormidium*s öffnete, wie es ja die Abbildungen (Taf. 5, Fig. 10—15) deutlich genug für *Amaroucium proliferum* zeigen. Später als man erkannt hatte, daß höchstwahrscheinlich alle *Didemniden* eine gemeinsame Kloake besitzen, wurde das Genus *Leptoclinum* eigentlich hinfällig. GIARD und VON DRASCHE behielten *Leptoclinum* jedoch noch als Subgenus bei, HERDMANN sogar als Genus, und zwar mit folgender Definition: „It includes those species, which form thin incrusting colonies, with a hard test stiffened by the presence of numerous calcareous spicules“ (S. 267).

Von der großen Zahl der Species von *Leptoclinum*, welche bisher beschrieben worden sind, unterscheidet sich die obige durch die Schichtung und Gestalt der Spicula in der Testa, das weite Kanalsystem der gemeinsamen Kloaken und den gänzlichen Mangel einer persönlichen Kloake.

***Goodsiaria borealis* nov. sp.**

(s. Taf. I, Fig. 5.)

Cormus fleischig, bei jungen Exemplaren gerundet, bei älteren verlängert, von geringer Höhe, ungestielt. Oberfläche uneben, aber weich; Farbe scharlachrot (bei Alkoholexemplaren dunkelblau, in das Rote schimmernd).



Cormidien nicht vorhanden.

Die Personen sind dicht nebeneinander in die Testa eingebettet und liegen nur an der Oberfläche. Sie sind nicht in Abschnitte geteilt und haben die Gestalt eines Eies, das oben zu einer Ellipse abgeplattet ist, auf deren Fläche die nur wenig erhabene, kreisförmige In- und Egestionsöffnung gut sichtbar sind. Beide sind im geöffneten Zustande vierlappig, im geschlossenen kreuzschlitzig.

Die Testa ist weich und von vielen Gefäßen durchzogen, die sich unregelmäßig verzweigen und in Anschwellungen enden. Ein besonders starkes Gefäß geht vom unteren Ende jeder Person aus. Die Matrix enthält sehr kleine Testzellen und zarte Muskelfibrillen.

Die Tunica ist stark entwickelt und reich an nach allen Richtungen verlaufenden Muskelbändern. E- und Ingestionsöffnung haben gleich starke Sphincter.

Der geräumige Kiemendarm ist gefaltet und zeichnet sich durch Längsmembranen aus, die sich auf dem Dorsalgefäß und mehreren Längsgefäßen erheben und an ihrem freien Saume mit Flimmerepithel gerändert sind. Mitten zwischen den weiten Quergefäßen verlaufen parallel zu ihnen sehr schmale Gefäße, die jedoch die langen Kiemenspalten nicht halbieren, da sie zu den Längsgefäßen in keine Verbindung treten. Es sind acht Kiemenreihen vorhanden.

Der Darmtractus verläuft auf der linken Seite des Kiemendarms. Die Leberdrüse ist gut entwickelt, der Magen verhältnismäßig klein, fast kugelig und längsgefaltet, das Rectum sehr weit. Das Endostyl ist gerade und trägt auf seinem Grunde sehr lange Wimpern.

Die Geschlechtsorgane liegen in der Tunica. (Es wurde ein einziges, ziemlich großes Ei gefunden.)

Fundorte: 1 <sup>1</sup>/<sub>2</sub>, geographische Meilen nordöstlich von den Ryk-Ys-Inseln, 1 Meile nordöstlich von den Bastrian-Inseln und 2—3 Meilen nordöstlich vom Kap Melchers.

Bodenbeschaffenheit: Kleine, glatt gewaschene Steine und blauer Mud oder reiner Steingrund oder brauner Mudder und Steine, auch blauer Lehm.

Tiefe: 20, 50 und 65 Faden.

Datum: 23. und 29. Juni, 18. Juli 1889.

Diese Species ist nahe verwandt mit *Goodsiria coccinea*, die 1866 und 1869 von CUNNINGHAM in der Nähe der Magelhaans-

straße gefunden und 1871 kurz beschrieben wurde. Auf der Challenger-Expedition ist sie dann in derselben Gegend gesammelt und von HERDMANN genau untersucht worden. Meine Befunde stimmen zum Teil ausgezeichnet überein mit der Beschreibung, welche HERDMANN auf S. 337—341 seines Reports giebt. Der äußere Habitus, die Farbe, die Anatomie des Darmtractus und des Endostyls sind genau dieselben. Die Größe und Gestalt der Cormen variiert bei *G. coccinea* so außerordentlich, daß die Maßverhältnisse der Spitzbergen'schen Exemplare keine Species-Unterschiede bedingen. Der größte Cormus ist 1,3 cm lang, 3,5 cm breit und 1,3 cm dick; ein mittlerer Cormus mißt 1,3 cm in Länge, 2 cm in Breite und 0,7 cm in Dicke; die kleineren Cormen hatten fast kugelige Gestalt und überschritten in keiner Dimension 1 cm. Im allgemeinen läßt sich daraus konstatieren, daß sich die älteren Cormen in der Breite und Dicke ausdehnen und nicht in der Länge, wie es bei *G. coccinea* der Fall ist, deren längste 42 cm mißt.

Ein weiterer Unterschied zeigt sich in der Größe der Ellipsen, in welchen die Personen oben enden. Für dieselben giebt HERDMANN bei *G. coccinea* eine Länge von 2—3 mm an, während sie bei der obigen Species 3,5—5 mm beträgt. Am meisten weicht der Kiemendarm ab. Derselbe ist jederseits in fünf Felder (zu je 8 Stigmen) eingeteilt, deren Grenzen Längsgefäße bilden, die ihrer ganzen Länge nach mit breiten, in den Kiemendarm hineinragenden Membranen besetzt sind. Jedes Feld bildet eine tiefe, bei jüngeren Personen oft fast geschlossene, also nahezu cylindrische Falte; bei älteren Personen können auf der linken Seite die Falten gänzlich schwinden, indem sich hier das außerordentlich weite Rectum anlegt und den Kiemendarm nach innen drückt, so daß derselbe asymmetrisch wird und einen konvex-konkaven, auf der rechten Hälfte gebuchteten Querschnitt zeigt. Bei Berücksichtigung dieser Unterschiede und bei der weiten örtlichen Trennung der *Goodsiria coccinea* und *borealis* halte ich mich wohl berechtigt, die letztere als besondere Species aufzustellen.

*Colella kükenthali* nov. sp.

(s. Taf. I, Fig. 6.)

Der Cormus ist ungestielt, konisch verlängert, oben abgerundet. Die Farbe ist bei Alkoholexemplaren gelblich-weiß mit rötlichem Anflug.

Cormidien sind nicht vorhanden.

Die Personen sind in zwei Abschnitte geteilt und mit einem langen gefäßartigen Fortsatz versehen, der tief in den Cormus hinabragt. Die Testazellen sind sehr klein, lang und zugespitzt oder rundlich.

Die Tunica wird von kräftigen Längsmuskelbändern durchzogen.

Der Kiemendarm ist sehr klein, dickwandig und gefaltet; er enthält vier Reihen von ovalen, verschieden großen Stigmen. Das Endostyl verläuft geschlängelt. An der Ingestionsöffnung stehen nur wenige kurze Tentakeln.

Der Darmtractus ist im Gegensatz zum Kiemendarm außerordentlich groß entwickelt. Der sehr lange Oesophagus ist stark gewunden, der Magen glattwandig, das Rectum weit.

Die Geschlechtsorgane liegen dorsal an der unteren Darm-schlinge; der große, traubige Hoden unterhalb des Ovars, das sich direkt unter dem Ektoderm entwickelt. Ein Ovidukt scheint nicht gebildet zu werden.

Fundort: Vor der Mündung der W. Thymen-Straße.

Bodenbeschaffenheit: Sand, feine Steine, einzelne Laminarien und Florideen.

Tiefe: 8—10 Faden.

Datum: 5. August 1889.

Die beiden vorliegenden Cormen sind von ungefähr gleicher Größe. Sie ähneln in Gestalt einem Kegel, der an seinem Scheitel abgerundet ist. Die Länge beträgt 2,5 cm, der Basisdurchmesser 1,2 cm, der Durchmesser unter dem Scheitel 0,7 cm. Die Oberfläche der Cormen ist zwar weich, aber uneben, ja stellenweise zerschlitzt oder mit Fetzen von leicht abzuhebendem Gewebe bedeckt. Entfernt man eine solche Schicht, so legt man die im allgemeinen senkrecht zur Oberfläche stehenden Personen frei, diese biegen sich, der Stütze beraubt, um und lassen ihren außerordentlich kleinen Thorax an dem ungewöhnlich langen, vom Rectum, V. d. und Oesophagus gebildeten Halse herabhängen.

Die jüngeren Personen dagegen sind entweder ganz im Innern des Cormus verborgen oder haben eben in der Nähe des Scheitels die äußerste Schicht durchbrochen. Bei ihnen ist der Hals in niedrige, weite Windungen gelegt, die durch Bindegewebe vereinigt sind, so daß die ganze Person eine kompakte Gestalt ohne jede Einschnürung zu bilden scheint. Die Farbe der Personen ist gelblich-weiß, die Testa ist grauweiß gefärbt, die absterbenden oder abgestorbenen Teile mehr oder weniger rötlich. Eine Ge-

setzmäßigkeit läßt sich in der Anordnung der Personen nicht erkennen, sie sind nebeneinander in die Testa eingebettet und mit ihren oberen Enden vor allem am Scheitel des Cormus dicht gruppiert, während sie mit dem langen, weiten Gefäßanhange fast bis zum Fuße des Stockes sich erstrecken.

Der Thorax zeichnet sich aus durch seine ungewöhnliche Kleinheit und die unverhältnismäßig kräftige Entwicklung der Tunica, der Kiemengefäße und Gefäßanhänge. Die sonst so regelmäßige Gitterung des Kiemendarms läßt sich hier kaum erkennen, so dick sind die Gefäßwände, so stark die Innenbalken der Längsgefäße, so beengt der eigentliche Kiemenraum. Die Spalten sind in vier durch breite Quergefäße getrennte Reihen geordnet, sie haben ovale Gestalt und variieren sehr in der Größe. Die In- und Egestionsöffnung bieten nichts Bemerkenswerthes, sie sind rundlich, ziemlich groß und bilden einen niedrigen Siphon. Zwischen beiden, doch näher an die erstere, liegt das ellipsoidische Ganglion mit der Hypophysis und dem kurzen, bauchigen Flimmerkanal. Das geschlängelte Endostyl geht am unteren dorsalen Ende in den Oesophagus über, der eine mehr als fünffache Länge des Thorax erreicht und in weiten Windungen, von denen die erste sich direkt an die untere ventrale Seite des Kiemendarms anlegt, nach dem Magen verläuft. Dieser ist voluminös, glattwandig, von kurzer, breiter Gestalt und steht senkrecht. Der aus dem pylorischen Teile des Magens austretende Dünndarm ist jederseits mit zwei Blindsäcken versehen, er biegt horizontal um und erweitert sich dann zu dem mächtigen Rectum, das wieder senkrecht aufsteigt, um sich über dem Magen mit dem Oesophagus zu verbinden, mit dem es bis zum Eintritt in den Thorax vereinigt bleibt. Hier öffnet es sich in den dorsalen Peribranchialraum durch den Anus, dessen Ränder zurückgebogen sind. Am unteren Teile des Rectums ist die Leberdrüse wohl entwickelt, die ähnlich, wenn auch nicht so kräftig gebaut ist, wie bei *Synoecum turgens*.

Das Ovar liegt im Abdomen, dorsal und ein wenig links. Bei jungen Personen ist seine Ausdehnung auf die Darmschlinge beschränkt, bei älteren aber bedeckt es den Darm fast in seiner ganzen Länge, indem es eine sackartige Ausbuchtung der Tunica bildet. Die Eier zeigen alle Entwicklungsstadien, die reifen sind von beträchtlicher Größe, kreisförmig im Durchschnitt, und haben eine ziemlich große Keimblase, in deren Mitte der runde Keimfleck bei Borax-Karmin-Präparaten durch intensive Rotfärbung

klar hervortritt. Die Dottermassen sind grobkörnig, ihre Peripherie ist umkränzt von einer Lage kleiner, runder, deutlich gekernter Zellen, dem Follikelepithel. Dieses hebt sich durch ein enges Lumen von einem ähnlichen zweiten Zellenkranz ab, der die Umwallung einer Art Ovidukt zu bilden scheint. Dasselbe läßt sich nicht weiter verfolgen, und es ist offenbar keine konstante Leitung zwischen dem Ovar und dem Perithorakalraum da, vielmehr liegt die Vermutung nahe, daß diese Gebilde entstehen und vergehen mit der Geschlechtsreife der Personen. Vielleicht erklären sich hieraus die widersprechenden Angaben, die von verschiedenen Forschern über das Vorhandensein eines Ovidukts bei derselben Synascidienspecies gemacht worden sind.

Der Hoden befindet sich direkt unter dem Ovar und hat bei einigen Personen den Höhepunkt der Entwicklung erreicht. Die Hodenfollikel sowohl wie das Vas deferens sind voll gepropft mit Spermatozoen. Der ganze männliche Geschlechtsapparat gleicht einer Traube; der Stiel ist das weite, sich an das Rectum anschmiegende und unter dem Anus sich öffnende Vas deferens, die Stielchen sind die Vasa efferentia, die Beeren die zahlreichen, ellipsoidischen Hodenfollikel.

Ein eigentlicher, wohl differenzierter Brutraum läßt sich nicht konstatieren. Massen von Eiern lagen in dem dorsalen Teile des Perithorakalraums, standen dann aber in Verbindung mit dem Ovar, das sich so bedeutend vergrößert hatte und in den Thorax eingedrungen war.

Neben der geschlechtlichen Fortpflanzung findet sich auch die ungeschlechtliche, durch welche sich die Personen ein und desselben Cormus in regelmäßigen, wahrscheinlich jährlichen Perioden erneuern. Die Testa am Scheitel des Cormus wird hinfällig und abgestoßen, die alten Personen sterben ab, während junge Individuen von den Knospen des weiten subabdominalen Gefäßanhangs hervorsprossen und nach oben wachsen, um die Stelle der alten Generation einzunehmen. Ob hiermit eine periodische Verlängerung des Cormus in Verbindung steht oder gar die Bildung eines Stiels, wage ich nicht zu entscheiden, obgleich ich es für sehr wahrscheinlich halte.

Die soeben beschriebene Species ist neu für die Wissenschaft. Systematisch gehört sie offenbar wegen des Habitus ihrer Personen zu der großen Familie der Distomidae. Welcher Gattung sie zuzurechnen ist, läßt sich aber weniger leicht sagen. Am nächsten steht sie HERDMANN'S neuer Gattung Colella. Von ihr

unterscheidet sie sich nur durch den Mangel eines Stiels und eines Brutraums und durch die Anwesenheit von dicken Vorsprüngen an den Innenseiten der Längsgefäße („internal longitudinal bars“ nach HERDMANN). Die ersten beiden Merkmale fallen aber nicht schwer ins Gewicht, weil HERDMANN bei *C. elongata* einen Stiel nicht konstatieren konnte, ebenso bei anderen Arten keinen Brutraum, wenn sich, wie bei der obigen Species, Larven nicht vorfanden. <sup>1</sup> Den Genuscharakter aber auf ein Merkmal des Kiemendarms begründen zu wollen, scheint mir bei der großen Variabilität des letzteren selbst innerhalb der Gattung *Colella* völlig unhaltbar. Ich reihe die neue Species deshalb diesem Genus ein und bezeichne sie zu Ehren meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Professor Dr. KÜKENTHAL, als *Colella kükenthali*.

---

#### Uebersicht der untersuchten Species.

- 1) Fam. Botryllidae.  
*Botrylloides rugosum* nov. spec.
  - 1) Fam. Distomidae.  
*Colella kükenthali* nov. spec.
  - 3) Fam. Polyclinidae.  
*Synoescum turgens* Phipps.
  - 4) Fam. Didemnidae.  
*Leptoclinum structum* nov. spec.
  - 5) Fam. Polystyelidae.  
*Goodsiria borealis* nov. spec.
  - 6) Fam. nov. Polyclinopsidae.  
*Polyclinopsis haeckeli*, nov. spec.
- 

Zum Schlusse sei es mir noch vergönnt, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor E. HAECKEL, für die wertvollen Ratschläge und die rege Teilnahme am Verlaufe dieser Arbeit meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

---

### Erklärung der Abkürzungen.

---

<i>a</i> = After.	<i>k</i> = Kloake.
<i>at</i> = Atrialsunge.	<i>l</i> = Laminarien.
<i>b</i> = Bindegewebe.	<i>m</i> = Längsmuskeln.
<i>c</i> = Kanal der gemeinsamen Kloake.	<i>ma</i> = Magen.
<i>d</i> = Darmdrüse.	<i>n</i> = Nervenfasern.
<i>ec</i> = Ektoderm.	<i>oe</i> = Oesophagus.
<i>ecf</i> = Ektodermfortsatz.	<i>ov</i> = Ovidukt.
<i>eg</i> = Egestionsöffnung.	<i>pc</i> = Pericard.
<i>ei</i> = Eier.	<i>r</i> = Rectum.
<i>en</i> = Entodermrohr.	<i>s</i> = Schenkel des Herzschlauches.
<i>epc</i> = Epicard.	<i>sk</i> = Sandkorn.
<i>es</i> = Endostyl.	<i>sp</i> = Spalt des Herzens.
<i>f</i> = Fäkalmassen.	<i>spc</i> = Spiculum.
<i>fl</i> = Flimmerkanal.	<i>su</i> = Suktorie.
<i>g</i> = Ganglion.	<i>ss</i> = Spermatozoenbündel.
<i>gk</i> = gemeinsame Kloake.	<i>t</i> = Tunica.
<i>ho</i> = Hoden.	<i>tc</i> = Testzellen.
<i>hy</i> = Hypophyse.	<i>v.d.</i> = Vas deferens.
<i>ig</i> = Ingestionsöffnung.	<i>v.e.</i> = Vasa efferentia.

---

### Erklärung der Figuren.

#### Tafel I. Cermen in natürlicher Größe.

- Fig. 1. *Botrylloides rugosum* n. sp.  
 Fig. 2. *Synoeoium turgens* PHIPPS.  
 Fig. 3. *Polycelinopsis haeckeli* n. sp.

Fig. 4a u. b. *Leptoelinum structum* n. sp.

Fig. 5. *Goodairia borealis* n. sp.

Fig. 6. *Colella kükenthali* n. sp.

## Tafel II.

Fig. 1. *Polyclinopsis haeckeli* n. sp. Ein Stück der Testa. Mikroskop von C. Zinn, Obj. A, Ok. 4, Cl.

Fig. 2. *Dass.* Längsschnitt durch Darmschlinge und Hoden einer Person. Obj. A, Ok. 4, Cl.

Fig. 3. *Dass.* Querschnitt durch das Ovarium einer Person am oberen Ende des Postabdomens. Apochromat, Ok. 1, Cl.

Fig. 4. *Dass.* Eine einzelne Person. Vergr. 6.

Fig. 5. Suktorie aus *Polyclinopsis haeckeli* und *Synoeum turgens*. Apochromat, Ok. 4, Cl.

Fig. 6a—p. *Synoeum turgens* Phipps. Querschnitt-Serie durch das untere Ende des Postabdomens. Die alphabetische Bezeichnung giebt die Reihenfolge der Schnitte von oben nach unten an. Ungefähr jeder fünfte Schnitt ist gezeichnet. Obj.  $\frac{1}{2}$ , A, Ok. 4, Cl.

Fig. 7. *Dass.* Längsschnitt durch Ganglion, Gangliendrüse etc. Obj. A, Ok. 4, Cl.

Fig. 8. *Dass.* Querschnitt durch das Abdomen in der Höhe des Magens. Obj.  $\frac{1}{2}$ , A, Ok. 4, Cl.

Fig. 9. *Leptoelinum structum* n. sp. Längsschnitt durch den Cormus. Obj.  $\frac{1}{2}$ , A, Ok. 2, Cl.

---



# Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Süßwasserturbellarien.

Von

**Jacob Keller.**

Mit Tafel XXVI—XXIX.

---

## 1. Teil.

### I. Einleitung.

Vorliegende Arbeit wurde im Frühjahr 1892 im zoologischen Laboratorium beider Hochschulen in Zürich begonnen und im Laufe des Sommers 1893 beendet. Daneben wurde Material zum Studium der Regeneration ganzer Körperteile bei Süßwasserturbellarien gesammelt.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. A. LANG für seine gütige Unterweisung, sowie für die freundliche Erlaubnis zum freien Gebrauch seiner reichhaltigen Bibliothek meinen herzlichsten Dank auszudrücken. Ebenso bin ich Herrn Dr. K. FIEDLER für freundliche Unterstützung bei meiner Arbeit sehr zu Dank verpflichtet.

---

### II. Systematisches.

VEJDOVSKY schied die Gattungen *Stenostoma* und *Catenula* aus der v. GRAFF'schen *Microstomidenfamilie* aus und vereinigte sie unter dem Namen „*Stenostomidae*“ zu einer neuen Familie. Die von SEKERA (Nr. 14, p. 344) gegebene Familien- und Gattungsdiagnose bedarf in mehreren Punkten einer Verbesserung, welche ich in folgender Weise vorzunehmen versuche:

Familie *Stenostomidae* VEJD. Rhabdocoela mit geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung, mit *Pharynx simplex*

und nur einem Protonephridium, das eine medio-dorsale Lage hat. Die männlichen Geschlechtsorgane liegen in der Pharyngealregion.

1. Genus. *Catenula* DUG. *Stenostomidae* mit bewimpertem Mundsaume, mit Hörbläschen, aber ohne Riechgrübchen und Augen; Nervensystem ein einfaches Hirnganglion. Pseudocöl höchst unbedeutend. Protonephridium ohne Verästelung, hinten dorsal ausmündend.

2. Genus. *Stenostoma* O. SCHM. Mit Riechgrübchen und Augen (sog. schüsselförmigen Organen), aber ohne Hörbläschen. Nervensystem als wohlentwickeltes bilateral-symmetrisches Gehirn. Pseudocöl in der Darmregion unbedeutend, im Kopfteil dagegen geräumig. Protonephridium mit Verzweigung im Kopfteil, hinten ventral ausmündend.

Wie mir Herr Dr. SEKERA persönlich mitgeteilt hat, ist das Genus *Rhynchoscolex* LEIDY wahrscheinlich aufzuheben; die zwei hier untergebrachten Arten wären dann nur als Varietäten des *Stenostoma unicolor* zu betrachten.

Im Zürichsee fand ich von ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Turbellarien sehr verbreitet *Stenostoma leucops* O. SCHM. in 2 Varietäten, einer sehr kleinen und einer bedeutend größeren. Sodann traf ich eine neue Species dieser Gattung, die ich dem hochverdienten Turbellarienforscher, Herrn Professor LANG, zu Ehren „*Stenostoma Langi*“ nennen will. Das Tierchen zeichnet sich durch das abgestutzte, schnauzenförmige vordere Körperende und durch die Lage der Riechgrübchen aus. Sie erscheinen im Vergleich mit denen des *Stenostoma leucops* stark nach vorn verschoben, siehe Fig. 1. Der Mund liegt im ersten Drittel des Kopftheiles, und der Pharynx ist im Ruhezustand in der Regel in 1—3 Querfalten gelegt, siehe Fig. 4. Die feinkörnigen Speicheldrüsen sind auffallend klein und mit sehr kurzen Ausführungsgängen versehen. Die Ketten bestehen aus 2—5 Zooiden und erreichen eine Länge von 4 mm. Der Längskanal des Protonephridiums ist ein dickes, schon bei 180-facher Vergrößerung deutlich sichtbares Rohr. Der Kopfteil ist nicht vom Rumpfe abgesetzt; die weitere Beschreibung des *Stenostoma Langi* folgt weiter unten.

Von Microstomiden sind im genannten See reichlich vertreten: *Microstoma lineare* OERST. und *Microstoma giganteum* HALL.

---

### III. Orientierung.

F. v. WAGNER definiert in seiner Abhandlung „Zur Kenntnis der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von *Microstoma*“ die Begriffe Teilung und Knospung bei den Metazoen in folgender Weise:

„Die Teilung ist ein Trennungsprozeß ursprünglich zu einem einheitlichen Ganzen gehöriger, durch normales Wachstum entstandener oder im Entstehen begriffener Teile, bei welchem ergänzende Neubildungen unter Beseitigung der ursprünglichen Einheit neue Individuen bilden.“ Beispiele: Strobilation der Quallen, Kettenbildung bei Turbellarien und Annullaten.

„Die Knospung dagegen ist ein ausschließlich auf einem vom normalen verschiedenen (differentiellen) Wachstum beruhender Neubildungsprozeß ganzer Individuen, bei welchem die knospende Lebensseinheit in der Regel unverändert erhalten bleibt.“ (Nr. 16, p. 404.) Beispiele: Asexuelle Propagation der Tunicaten, Bryozoen und der meisten Cölenteraten.

Diese scharfe Auseinanderhaltung von Teilung und Knospung bedeutet, wie ich glaube, einen großen Fortschritt in der Lehre von der ungeschlechtlichen Fortpflanzung. Gerade bei den Turbellarien konnte man aus der Litteratur nicht klug werden, ob man es hier mit Teilung oder mit Knospung zu thun habe; nach v. WAGNER's Definition aber ist die letztere Fortpflanzungsart bei dieser Tierklasse völlig ausgeschlossen. Gegenwärtig ist bei folgenden Strudelwürmern die Fortpflanzung durch Teilung bekannt:

#### Süßwasserplanarien:

*Planaria subtentaculata* DRAP. (Nr. 18).

*Planaria fissipara* KENNEL (Nr. 8).

*Planaria albissima* VEJD. (Nr. 14).

*Polycelis cornuta* O. SCHM. (Nr. 18).

#### Landplanarien:

*Bipalium kewense* MOS. (Nr. 1).

Einige australische Landplanarien (Nr. 3).

#### Rhabdocoela:

Alle Arten der Gattung *Microstoma* (Nr. 4).

„ „ „ „ *Alaurina* (Nr. 4).

„ „ „ „ *Stenostoma* (Nr. 4).

„ „ „ „ *Catenula* (Nr. 14).

Beim Studium der Litteratur erschien mir eine erneute Untersuchung der Stenostomeen am notwendigsten, und ich entschloß mich, diese vorzunehmen. Betreffs *Stenostoma leucops* sagt v. GRAFF: „Die ungeschlechtliche Fortpflanzung geht nach den Angaben von SCHULTZE und SCHNEIDER und meinen eigenen Beobachtungen genau so vor sich wie bei *Microstoma lineare*, desgleichen die feineren Vorgänge der Neubildung der Organe in den Knospen, welche auch BARROIS zu schildern versuchte“ (Nr. 4, p. 260). In der oben citierten Abhandlung (Nr. 16, p. 358 u. ff.) hat aber v. WAGNER gezeigt, daß die v. GRAFF'sche Darstellung der Vorgänge bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung des *Microstoma* bis auf wenige Punkte unrichtig ist, und durch meine Untersuchung dieser Vorgänge bei Stenostomeen habe ich gefunden, daß v. GRAFF und die von ihm citierten Autoren sich auch darin getäuscht haben, sie denen bei *Microstoma lineare* gleichzusetzen. In Wirklichkeit bestehen viele und zum Teil nicht unwesentliche Unterschiede.

---

## 2. Teil.

### IV. Die äußeren Vorgänge.

Die Erzeugung neuer Individuen auf dem Wege der Teilung (fissipare Prolifikation) weist innerhalb der Süßwasserturbellarien betreffs der äußeren Vorgänge große Modifikationen auf; letztere beruhen zum größten Teile auf der bedeutenden Verschiedenheit in der Gestalt des Darmes zwischen den Rhabdocölen einerseits und den Tricladen andererseits.

#### A. Rhabdocölenprolifikation.

*Stenostoma Langi* mihi wähle ich als Typus. An einem solchen Tierchen sind folgende Körperregionen zu unterscheiden: Kopf-, Pharyngeal-, Darmregion und Kaudalanhang, s. Fig. 15. Die beiden ersten Regionen werden häufig unter dem Namen Kopfteil zusammengefaßt. Ein einzelnes Individuum (Solitärtier) wird durch die Einleitung einer Teilung zu einem sog. Muttertiere,

s. Fig. 1. Zuerst wird die Bildung eines neuen Gehirnes begonnen; dann erfolgt medio-ventral und in gleicher Länge des Tieres die Anlage eines neuen Pharynx. Hierauf beginnt die Neubildung der Sinnesorgane, s. Fig. 1—5 *ag, aph, arg*. Die angelegten Riechgrübchen sind bei 420-facher Vergrößerung zu beiden Seiten der Rückenfläche als runde Epidermiseinsenkungen leicht aufzufinden. Die genannten Organbildungsvorgänge werden Regenerationen genannt; die in Entstehung begriffenen Organe selbst dürften am besten als Regenerate bezeichnet werden.

Ca. 24 Stunden nach Beginn der Regenerationen fängt das Muttertier an, dicht vor den angelegten Organen sich einzuschnüren. Hierdurch entsteht eine ringförmige Furche, die sog. Ringfurche, s. Fig. 2 *f*. Die Ebene, die man sich durch sie gelegt denkt, steht senkrecht auf der Längsachse des Tieres und wird Teilungsebene genannt; denn in ihr geht der Trennungsprozeß vor sich. — Die Ringfurche wird allmählich tiefer; sowohl sie, als auch die Regenerate engen den Darm in ihrem Bereich mehr und mehr ein, bis er schließlich hier sein Lumen verliert. Diesen eingeschnürten Teil des Darmes will ich Darmtrichter nennen; s. Fig. 4 *dt*.

Auf diese Weise sieht man das Muttertier 2 Tochtertiere, auch Teiltiere oder Zooide genannt, erzeugen. Sie sind nach der v. WAGNER'schen Auffassung als gleichwertig zu betrachten (Nr. 16, p. 403); denn das vordere Zooid figuriert nicht als Amme, welche das hintere erzeugt hätte, sondern beide sind in Wirklichkeit Teile des Muttertieres und bilden eine 2-gliedrige Kette. Etwa von dem Zeitpunkte an, wo der regenerierte Pharynx funktionsfähig, d. h. nach dem Darne hin durchgebrochen ist, können die beiden Zooide als neue Individuen betrachtet werden; das Muttertier aber ist in der Bildung der beiden Nachkommen aufgegangen. Sein Integument, sein Darm und sein Parenchym sind unter die 2 neuen Individuen verteilt, und seine Individualität ist jetzt aufgehoben (s. oben im III. Abschnitt die Definition der Teilung).

Die 2 jungen Tiere sind nun bestrebt, den Schlußakt des Teilungsprozesses, die Ablösung oder Dissektion, herbeizuführen. Durch häufige Vornahme von unabhängigen Kontraktionen und Expansionen wird der Zusammenhang in der Teilungsebene mehr und mehr gelockert. Bisweilen kommt es vor, daß hierbei der Darmtrichter zerreißt, so daß jedes Individuum seinen gesonderten Darm erhält, der an der Rißstelle rasch zuheilt,

s. Fig. 5 d. Bald nachher erfolgt dann sanfte Dissektion und Heilung der hierdurch entstandenen, kleinen Epidermiswunden. Diese Art der Ablösung habe ich an *Stenostoma Langi* nur ein einziges Mal beobachtet; v. WAGNER an *Microstoma* mehrere Mal (Nr. 16, p. 363).

Durch die Untersuchung beunruhigte Tiere pflegen sich jedoch schon dann voneinander zu trennen, wenn der Darmtrichter noch besteht. Durch gleichzeitig unternommene, gewaltsame Kontraktionen heben sie den ohnehin schon gelockerten Zusammenhang in der Teilungsebene auf, so daß hier Integument und Darm auf einmal zerrissen werden. Bei dieser Ablösungsart entstehen aber weit größere Wunden, und viel mehr Zeit ist zu ihrer Heilung erforderlich als bei der anderen.

Eine solche, von Regenerationen begleitete Teilung bezeichnet v. WAGNER als „Paratomie“. Bei der Teilung gewisser Protozoen, z. B. Amöben, sind keine derartigen accessorischen Erscheinungen wahrzunehmen; diese Teilungsform nennt er „Architomie“ (Nr. 16, p. 392).

Die Zeit, welche eine Paratomie des *Stenostoma Langi* in Anspruch nimmt, beträgt nach meinen Beobachtungen 7 Tage. Die 24 Stunden, um welche der Beginn der Regenerationen dem Anfang der Ringfurchenbildung vorausgeht, sind mitgerechnet. Auch beim *Stenostoma leucops* habe ich den Aufwand von 7 Tagen zu einer kompletten Teilung konstatieren können.

Es ist sehr zu betonen, daß die Paratomie auch von einem bedeutenden Längenwachstum des Muttertieres, beziehungsweise der neuen Individuen begleitet ist. Dieses Wachstum ist aber nicht auf gewisse Regionen, etwa den Kopf oder Kaudalanhang, beschränkt, sondern erweist sich als ein allgemeines und gleichmäßiges.

Der Ort der Ringfurchenbildung schwankt bei *Stenostomeen* von der Körpermitte bis zum hinteren Viertel eines Individuums, s. Fig. 1—5. Ausnahmsweise kann die Ringfurcha auch vor der Körpermitte auftreten.

Was den Rhythmus der aufeinander folgenden Prolifikationsakte anbelangt, so habe ich am *Stenostoma Langi* konstatiert, daß eine Kette von 2 Individuen nur selten sich trennt, ohne daß vorher neue Teilungen eingeleitet worden wären. Sehr häufig tritt der Fall ein, daß nur das vordere Individuum, ich will es Leit-tier nennen, einen solchen Akt vornimmt. Es entsteht so eine Kette von 3 Zooiden, wie sie in Fig. 2 in der Seitenansicht dar-

gestellt ist. Unter gewissen Umständen proliferieren jedoch beide Individuen der zweigliedrigen Kette gleichzeitig, wodurch eine solche von 4 Zoiden entsteht, s. Fig. 3. — Nicht selten kommt es vor, daß das Leittier in 3 Zooide sich zerlegt, während das andere wie gewöhnlich 2 solche bildet. In Fig. 4 ist eine so entstandene 5-gliedrige Kette abgebildet. Nach der Zerlegung des Stockes (bei *f*) wird aus den 3 Zoiden des Leittieres eine Kette von 3 Individuen hervorgehen. Fig. 5 zeigt eine solche; die beiden vorderen Individuen hatten bereits neue Teilungen eingeleitet, so daß wieder eine 5-gliedrige Kette vorlag.

Die von mir untersuchten Ketten und Solitärtiere des *Stenostoma Langi* liefern folgende Verhältniszahlen:

15	Proz.	Solitärtiere,		
40	„	Ketten von 2 Zoiden,		
25	„	„	3	„
10	„	„	4	„
10	„	„	5	„

Während hier die 2-gliedrige Kette in der Regel zur Bildung einer mehrgliedrigen führt, tritt bei der kleinen Varietät des *Sten. leucops* sehr häufig die Zerlegung derselben ein. Ketten von mehr als drei Zoiden habe ich bei dieser Varietät gar nicht gesehen. Die andere dagegen verhält sich ungefähr wie *Sten. Langi*.

Die Zerlegung einer Kette erweist sich immer als eine Zweiteilung derselben und ist nichts anderes als der Effekt einer Dissektion in der ältesten Ringfurche. Bei Tierstöcken wie Fig. 2—5 wird sie bei *f* erfolgen. Ihr Resultat sind Ketten und Solitärtiere, und hieraus ist die große Zahl der 2-gliedrigen Ketten des *Sten. Langi* zu erklären. Aus der Zerlegung der Stöcke Fig. 2—5 würden 1 Solitärtier, 5 zweigliedrige und 2 dreigliedrige Ketten hervorgehen. — Nur Mißhandlung führt den plötzlichen Zerfall eines Stockes in mehrere Teile herbei. Nach der normalen Zerlegung wird das Prolifikationsgeschäft ohne Unterbrechung fortgesetzt; die Solitärtiere machen jedoch eine Ausnahme, indem sie mit der Vornahme einer neuen Teilung 1—2 Tage zuzuwarten pflegen. Versuche, die ich mit Hilfe von Isolieraquarien angestellt habe, ergaben, daß beim *Sten. Langi* ziemlich regelmäßig nach je 5 Tagen eine Zerlegung des Stockes eintritt.

Nun soll auch folgende Frage erörtert werden: Warum bleibt das hinterste Glied in Ketten wie Fig. 2 und 5 in seiner Entwicklung so zurück, daß es nicht gleichzeitig mit den anderen

Gliedern der Kette zu proliferieren imstande ist? Diese Erscheinung kann auf folgende Ursachen zurückgeführt werden: Das hinterste Zooid ist infolge des Auftretens des immer enger werdenden Darmtrichters in schlechten Ernährungsverhältnissen; ist doch bei Turbellarien die Verdauung eine intracelluläre, wodurch das Mißliche dieser Verhältnisse noch verschärft wird. Sodann ist die anderweitige Inanspruchnahme durch eventuelle Neubildung eines Kaudalanhanges nicht zu unterschätzen. Und endlich kann ein solches Individuum aus einem verhältnismäßig kleinen Teil seines Muttertieres entstanden und auf diese Weise gegenüber seinem Nachbar verkürzt worden sein; vergl. die Angaben über den Ort der Ringfurchenbildung. — Die angeführten Umstände erklären auch die Thatsache, daß nicht selten ein jüngeres Zooid ein älteres überflügelt und früher als dieses eine Teilung einzuleiten vermag.

In Bezug auf die zeitliche Verteilung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung des *Sten. Langi* konnte beobachtet werden, daß sie das ganze Jahr stattfindet mit Ausnahme einiger Wochen im Oktober. Die einzelnen Individuen lösen sich im Laufe dieses Monats aus dem Kettenverbände, ohne neue Teilungen eingeleitet zu haben. Alsdann bilden sie Geschlechtsorgane, ca. 20 Hodenfollikel in der Pharyngealregion und ein unpaares Ovarium in der Darmregion (Fig. 16). Sie sind also Hermaphroditen. Zuerst tritt die männliche, dann die weibliche Geschlechtsreife auf. Die ersten Stadien der Eifurchung finden häufig schon im Pseudocöl statt. Junge *Stenostomeen* habe ich Ende November in Menge gesehen; die Entwicklung scheint also nur ca. 3 Wochen in Anspruch zu nehmen. Auffallend ist die Größe der geschlechtlichen Generation. Solitärtiere von 2 mm Länge sind nicht selten. Daraus folgt, daß während der ungeschlechtlichen Fortpflanzung die Solitärtiere ihre eigentliche Größe gar nicht erreichen, indem die Prolifikation schon eintritt, bevor sie ausgewachsen sind; erst das Muttertierstadium repräsentiert dieselbe.

Nach der Eiablage sterben die Tiere nicht; im Gegenteil fangen sie vor Beendigung derselben schon an, sich auch durch Teilung fortzupflanzen. Während des ganzen Winters wird die asexuelle Propagation in allerdings langsamerem Tempo und unter Bildung kleinerer Ketten als im Sommer fortgesetzt. An *Microstoma lineare* hat SEKERA dieselbe Beobachtung gemacht (Nr. 14, p. 344). Bezüglich der geschlechtlichen Generation ist hervorzuheben, daß die *Microstomeen* keine völlige Unterbrechung in



der ungeschlechtlichen Fortpflanzung eintreten lassen, sondern sich geschlechtlich und ungeschlechtlich zugleich fortpflanzen. Es finden sich also im Oktober kleine Ketten von Männchen und ebensolche von Weibchen vor; *Microstoma* soll nämlich getrennten Geschlechts sein. Die Hoden sind kompakt und paarig.

Bei anderen *Stenostomeen* geht, soviel ich mich überzeugen konnte, die ungeschlechtliche Fortpflanzung wie bei *Sten. Langi* vor sich. Die Bildung von nur wenigzähligen Ketten bei den meisten Arten ist ein unbedeutender Unterschied. *Catenula* verhält sich, was die äußeren Vorgänge betrifft, im ganzen wie *Stenostoma*, s. Fig. 14.

---

Die *Microstomiden*-Prolifikation weicht von derjenigen der *Stenostomiden* in mehreren Punkten ab. Gleichzeitig mit der Anlage der Organe bildet *Microstoma* dicht vor diesen eine ringförmige Scheidewand im Pseudocöl. In der Teilungsebene liegend, verbindet sie den Darm mit dem Integumente, besteht aus 2 sehr dünnen Lamellen und wird eben deshalb als Doppelseptum bezeichnet. Auf diese Weise wird das Pseudocöl eines jeden Zooids, bezieh. Individuums isoliert und gegen die Teilungsebene hin abgeschlossen. Im Verlauf der Paratomie verkürzt sich das Doppelseptum und zieht den Darm in Form einer immer größer werdenden Ringfalte gegen das Integument, in welchem nun auch die Bildung der Ringfurche vor sich geht, s. Fig. 34 *df* u. s. Das Resultat dieses Prozesses ist, daß zur Zeit der Dissektion das weite Pseudocöl in der Umgebung der Scheidewand völlig eingeeengt und die Ablösung hierdurch erleichtert ist. Dieser Akt erfolgt wie bei *Stenostomeen*, wenn die Regenerationen beendet sind.

Das Auftreten des Doppelseptums und der Darmfalte im Bereich der Teilungsebene möchte ich als notwendige Folge der großen Ausdehnung des Pseudocöls beim *Microstoma* ansehen; denn diese Bildungen haben, wie soeben gezeigt wurde, eine Annäherung des Darmes an das Integument, einen innigen Kontakt der letzteren Organe und vor allem eine Einengung des Pseudocöls zu besorgen. Auch der Umstand, daß der Schlundkopf auf dem Darne senkrecht steht und infolgedessen ein sog. Kopfdarm bestehen bleibt (Fig. 34 *kd*), scheint mir ebenfalls mit der großen Ausdehnung des Pseudocöls in Zusammenhang zu stehen.

Der Ort der Ringfurchenbildung schwankt bei *Microstomiden*

vom hinteren Körperdrittel bis zur Mitte eines Individuums. Der Rhythmus der Prolifikationsakte zeichnet sich aus durch ziemlich häufige Teilung eines Tieres in 3 Zooide und durch Bildung von 10- und mehrgliedrigen Ketten. Die normale Zerlegung eines Stockes ist auch hier eine Zweiteilung desselben. Im übrigen verweise ich auf die treffliche Untersuchung v. WAGNER's (Nr. 16).

Der Unterschied gegenüber den Stenostomiden besteht also, die äußeren Vorgänge betreffend, hauptsächlich in dem Neuaufreten der Doppelsepten und Darmfalten.

### B. Tricladenprolifikation.

Bei den Planarien ist von vornherein in Betracht zu ziehen, daß der 3-schenklige, dendritisch verzweigte Darm einer Muscularis gänzlich entbehrt und sich infolgedessen bei der Teilung passiv verhält. Hier kommen weder Doppelsepten noch Darmfalten vor. Auch bilden die Planarien nur 2-gliedrige Ketten.

*Planaria fissipara* KENNEL zeigt am meisten Ähnlichkeit mit unserem Typus *St. Langi*. Entsprechend der Tricladenorganisation legt diese Planarie den neuen Pharynx in der Mitte des hinteren Zooides an, während Gehirnanlage und Ringfurche auch hier dicht bei einander auftreten, s. Fig. 9 u. 10. Nun besteht aber die Schwierigkeit, daß vor dem neuen Schlundkopf 2 Darmschenkel vorhanden sind, während jede Triclade hier einen unpaaren Darmschenkel besitzt; v. KENNEL sagt hierüber:

„Der Schlund selbst kann jedoch erst in Kommunikation mit dem Darm treten, wenn die vor ihm liegenden beiden Darmschenkel des Tieres zu einem einzigen präoralen Darm verschmolzen sind; das geschieht durch Verdrängen und Resorption des trennenden Körperparenchyms; auf diese Weise entsteht vom neuen Gehirn an bis zum Schlund ein einziger Darmschenkel mit den Blindsäcken der früheren beiden, und hinter dem Schlund werden die doppelten Darmschenkel erhalten“ (Nr. 8, p. 472). Die Zerlegung der Kette erfolgt erst, wenn die Regenerationen beendet sind. — Somit haben wir hier eine Teilung, die nicht nur von Organbildungen, sondern auch von Resorptionserscheinungen begleitet ist.

Einen anderen Weg schlägt *Planaria subtentaculata* DRAP. bei ihrer Teilung ein. Das Erste ist hier nach ZACHARIAS nicht die Anlage der Organe, sondern die Ringfurchenbildung. Diese erfolgt dicht hinter dem Munde des Muttertieres. Wenn

dann die Ablösung nahe ist, werden auch die neuen Organe angelegt. Aber die Pharynxbildung wird nicht in der Mitte des Zooids, sondern gleich hinter der Ringfurche begonnen, s. Fig. 12 *aph*. Hierauf tritt die Ablösung ein, und es muß sofort auffallen, daß das hintere Glied keinen Vorderkörper besitzt. ZACHARIAS schreibt über diesen Punkt: „Hat sich das Tochterteilstück definitiv abgetrennt, so bemerkt man am Vorderende desselben ein kleines, pigmentfreies Zäpfchen: den sich neubildenden Kopf. Nach Verlauf von 24 Stunden unterscheidet man bereits Augenpunkte an demselben“ (Nr. 18, p. 273). Das kleine Zäpfchen erweist sich als nichts anderes als die eingeleitete Regeneration des Vorderkörpers, s. Fig. 13; und in seinem Innern muß das Gehirn schon angelegt sein, weil die Augen so rasch an ihm auftreten. Während nun hier ein Vorderkörper regeneriert wird, hat das andere Glied den postoralen Körperteil neuzubilden. Das Wachstum ist also nicht als ein allgemeines und gleichmäßiges, sondern als ein lokales zu bezeichnen. — Wir haben es somit hier mit einer Paratomie zu thun, bei welcher die Organbildungen im Zeitpunkt der Ablösung erst eingeleitet sind, um nachher vollendet zu werden, und bei welcher Regeneration ganzer Körperteile neu hinzutritt. NB. Unter „Regeneration eines ganzen Körperteils“ ist in dieser Arbeit die Neubildung von mindestens einem Körperdrittel verstanden. Die Regeneration des kleinen Kaudalanhangs bei Rhabdocölen schließe ich also von diesem Begriffe aus.

Eine dritte Form der Tricladenprolifikation ist die von SEKERA an *Planaria albissima* VEJD. beobachtete Teilung: „Noch nicht geschlechtsreife Individuen von *Plan. albissima* teilen sich bei reichlichem Futter ziemlich häufig; auffallend ist, daß allen sich teilenden Exemplaren der Pharynx fehlte, der wohl nicht willkürlich ausgestoßen, sondern durch eine Läsion verloren worden ist; dann würde man diese spontane Querteilung als einen Akt auffassen müssen, der die leichtere Selbsterhaltung des Individuums bei körperlicher Beschädigung ermöglicht; der hintere Teil nämlich starb des öfteren ab, während der vordere sich stets regenerierte, also einen neuen Pharynx mit neuem hinteren Körperabschnitt bildete.“ (Arch. f. Nat., HILGENDORF, II. Bd., 3. Heft, p. 40.)

Das Bezeichnende liegt hier darin, daß die Regenerationen erst nach der Ablösung vorgenommen werden. Teilung und Organbildungen sind zeitlich ganz voneinander getrennt, und wir haben nach der Ablösung nur solche Zooide vor uns, wie sie bei künst-

licher Zerteilung einer Planarie mittels Messer oder Scheere erhalten werden. Erst nach der Regeneration der fehlenden Körperteile und Organe sind sie als neue Individuen anzusprechen. Sodann fällt der Ort der Ringfurchenbildung auf; er liegt nicht wie bei den oben besprochenen Planarien im hinteren Körperdrittel, sondern vor der Körpermitte und vor dem Pharynx, s. Fig. 11.

Während hier an den Muttertieren eine Läsion zu konstatieren war, beschreibt BERGENDAL (Nr. 1) an einer Landplanarie diese Art der Teilung, ohne eine Verletzung der Muttertiere zu melden. Auch andere Planarien, sowie Lumbriculus, Seesterne etc. teilen sich so, ohne krankhafte Zustände als Ursache der Teilung aufzuweisen. Es ist klar, daß die hilflosen Zooiden, die hierbei entstehen, gegenüber einer durch Teilung erzeugten jungen Plan. fissipara sehr im Nachteil sind. Dessenungeachtet ist auch diese unvollkommene Art der Teilung für eine spontane Fortpflanzung zu halten (vergl. Nr. 16, p. 399).

Bei den Planarien treten gegenüber dem Typus Stenostoma Langi auf der einen Seite Resorptionerscheinungen, auf der anderen Regeneration ganzer Körperteile neu auf. Diese Erscheinungen beruhen ohne Zweifel auf der besonderen, schon oben angedeuteten Organisation dieser Strudelwürmer, welche die fissipare Zeugung nicht wenig erschwert. Bezüglich der geschlechtlichen Generation ist hervorzuheben, daß Planarien, welche den komplizierten, hermaphroditischen Geschlechtsapparat einmal gebildet haben, sich nicht mehr spontan durch Teilung fortzupflanzen vermögen.

### C. Uebersicht der Turbellarienprolifikation.

Innerhalb der Metazoen unterscheidet man die Tierstöcke als temporäre (z. B. Quallenstrobila), typische (z. B. Korallenkolonie) und polymorphe (z. B. Siphonophoren). Die Turbellarienketten gehören in die Kategorie der temporären oder vorübergehenden Tierstöcke; denn die einzelnen Individuen verbleiben nur wenige Tage im Stockverbände. — In Bezug auf die Unterscheidung der verschiedenen Prolifikationsformen innerhalb der Paratomie spricht sich v. WAGNER in folgender Weise aus: „Was die Beziehungen der Regenerationen, der Ablösung und des Wachstums untereinander im Zusammenhange einer Paratomie anlangt, so habe ich der zeitlichen Verschiedenheit im Eintritt der Dissektion schon oben gedacht. Man könnte mit Rücksicht darauf Paratomien mit

vorzeitigen und solche mit nachfolgenden Regenerationen unterscheiden, wenn nicht die Schwierigkeit bestände, daß in manchen Fällen die Dissektion eintritt, wenn schon die ersten Schritte für die Neubildungen eingeleitet sind“ (Nr. 16, p. 400).

Hieran anschließend, möchte ich für die Turbellarien eine derartige Einteilung innerhalb der Paratomie versuchen, und es soll die Dissektion als Kriterium dienen. Diejenige Form der Teilung, bei welcher die Organbildungen im Zeitpunkte der Dissektion vollendet sind, will ich nach v. WAGNER's Vorschlag „Paratomie mit vorzeitigen Regenerationen“ nennen, z. B. *Stenostoma*. Stehen aber die Organbildungen im Zeitpunkt der Ablösung noch auf einem niederen Stadium der Entwicklung, so liegt eine „Paratomie mit eingeleiteten Regenerationen“ vor, z. B. *Plan. subtentaculata*. Werden endlich die neuen Organe erst nach dem genannten Zeitpunkte angelegt, so können wir von einer „Paratomie mit verspäteten Regenerationen“ sprechen, z. B. *Plan. albissima*.

Wie wir gesehen haben, treten bei den Planarien entweder Resorptionerscheinungen oder Neubildung ganzer Körperteile hinzu. Werden diese Vorgänge als Kriterien mit hineingezogen, so ergibt sich folgende Einteilung:

- a) Paratomie mit Regeneration ganzer Körperteile:
  - 1) mit verspäteten Organbildungen (*Plan. albissima*),
  - 2) mit eingeleiteten Organbildungen (*Plan. subtentaculata*);
- b) Paratomie ohne Regeneration ganzer Körperteile, aber mit vorzeitigen Organbildungen:
  - 3) mit Resorptionerscheinungen (*Plan. fissipara*),
  - 4) ohne Resorptionerscheinungen (*Microstoma* etc.)

Andere Teilungsformen scheinen bei ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Turbellarien nicht vorzukommen.

Schließlich erlaube ich mir bezüglich der naheverwandten Cestoden einige Gedanken zu äußern. Die Cestodenstrobilation wird allgemein als Knospung aufgefaßt (Nr. 6, p. 230). Durch folgende Überlegung kam ich jedoch dazu, an der Richtigkeit dieser Auffassung zu zweifeln. Wenn nämlich beim *Microstoma* je das hintere Zooid keine Regenerationen und keine neue Teilung vornähme, sondern, im Stockverbände bleibend, Geschlechtsorgane bilden würde, so hätten wir das Homologon der Kettenbildung bei Bandwürmern. Nach meiner Ansicht kann wirklich der Scolex einer *Taenia* als ein Muttertier aufgefaßt werden, das durch Teilung sehr verschieden große Zooide erzeugt, welche im Stockverbände bleiben und keine Regenerationen vornehmen. Das

vordere große Zooid wird, was das Muttertier war: Träger der Kette und ist infolge raschen Wachstums bald imstande, eine neue Teilung vorzunehmen. Das hintere, kleine Zooid aber bedarf zunächst einer längeren Wachstumsperiode. Hierauf bildet es Geschlechtsorgane, besorgt die geschlechtliche Fortpflanzung und wird endlich abgelöst etc.

Daß hier Teilung vorliegt, geht schon daraus hervor, daß jedes Glied durch Bildung einer Ringfurche am Scolex entsteht und von diesem einen Teil seiner Cuticula, seines Parenchyms, seiner Längsnerven und Wassergefäße erhält. Die Kleinheit der hinteren Zooide, ihre Ausbildung zur geschlechtlichen Generation, sowie die Unterdrückung der Regenerationen (Gehirn etc.) können als Folgen der parasitischen Lebensweise interpretiert werden. Wir haben somit in der Strobilation der Bandwürmer eine infolge Parasitismus stark reduzierte und modifizierte Teilung. Wichtige Modifikationen sind: 1) eine anfänglich so bedeutende Ungleichheit in der Größe der Teilprodukte (Träger und junge Proglottis), daß es den Anschein hat, es liege Knospung vor; 2) eine Arbeitsteilung in dem Sinne, daß das vordere Zooid die ungeschlechtliche, das hintere, die Proglottis, die geschlechtliche Fortpflanzung zu besorgen bestimmt ist (Dimorphismus); 3) Unterlassung der Organbildungen; 4) sehr langes Verbleiben der Glieder im Kettenverbände.

Die Beweise, welche für die Ansicht ins Feld geführt werden, die Bandwurmkette sei nicht als ein Tierstock, sondern als ein einziges Individuum zu betrachten, sind keineswegs stichhaltig; denn die Verhältnisse bei der Gattung *Ligula* (Vervielfältigung des Geschlechtsapparates) sind als letzter Rest einer stark reduzierten fissiparen Prolifikation aufzufassen. — Bei den durch Teilung sich fortpflanzenden Turbellarien und bei den meisten Cestoden liegt also Generationswechsel vor.

---

## V. Die inneren Vorgänge.

Die histologischen Vorgänge bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung der Turbellarien studierte ich mittelst der Schnittmethode an *Stenostoma Langi*, *Sten. leucops* und *Microstoma giganteum*. Die Ketten wurden mit der von LANG empfohlenen Quecksilberchlorid-Lösung getötet und mit GRENACHER's Boraxkarmin oder P. MAYER's Hämalaun gefärbt (Nr. 10, p. 31). Beim

Töten zogen sie sich in der Längsachse stark zusammen und nahmen cylindrische Gestalt an. Auf ca. 80° erwärmte Sublimatlösung erwies sich für gute Erhaltung der Ketten am wirksamsten. Die Zeichnungen habe ich mit Hilfe des ZEISS'schen Zeichenapparates angefertigt. — Auch hier sei *Sten. Langi* als Typus gewählt. Zuerst werde ich die Regenerationen behandeln, um nachher noch einiges über das Wachstum der Zooide und den Trennungsprozeß mitzuteilen.

#### A. Die Regenerationen.

Auf Längs- und Querschnitten sieht man bei *Stenostomeen* innerhalb des Hautmuskelschlauches Bindegewebszellen von runder oder ovoider Form; ihr heller Kern besitzt ein großes und stark sich färbendes Kernkörperchen. Der Plasmaleib ist fein granuliert und färbt sich ebenfalls stark. Diese Bindegewebszellen sind in Netzform angeordnet und durch je einen feinen Plasmaausläufer an der Basalmembran des Integumentes befestigt, s. Fig. 18 u. 28. Je nachdem ein Tierchen beim Töten wenig oder stark sich kontrahiert hat, ist auch das Zellennetz weit- oder engmaschig. Diese Zellen, welche ich Stammzellen nennen will, sind scharf zu unterscheiden von den verästelten Bindegewebszellen, welche, vom Darne zum Integumente sich ausspannend, die sog. Gerüstsubstanz bilden.

Auch beim *Microstoma* sind derartige Stammzellen in Menge vorhanden; aber hier schmiegen sie sich nicht an das Integument an, sondern sind gleichmäßig in dem geräumigen Pseudocöl verteilt. Über die große Bedeutung dieser Zellen sagt v. WAGNER: „Diese Elemente von parenchymatöser Abstammung . . . bilden entweder durch unmittelbare Umwandlung (einzellige Drüsen z. B.) oder nach vorausgegangener Vermehrung den Ausgangspunkt für die Regenerationsprozesse. Demnach besitzen die zwischen den Trabekeln der Gerüstsubstanz zahlreich in der Perivisceralflüssigkeit suspendierten Bindegewebszellen nicht nur eine gewisse Selbständigkeit, sondern auch zum großen Teile wenigstens eine Indifferenz ihrer besonderen Organisation und Leistung, welche sie befähigen, zu jeglicher Art von Organbildung benützt zu werden. Darf man im Hinblick darauf in diesen Elementen vielleicht auf embryonaler Stufe stehen gebliebene Zellen erblicken, so stellen sie doch sicherlich Bildungszellen vor, welche

dem Tiere bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung zur freiesten Verwendung zu Gebote stehen.“

„Dieser Umstand sowie die Thatsache, daß sich eine Neubildung von Zellen vom Integumente her nicht nachweisen läßt, dieses letztere vielmehr während der ganzen Prolifikation seinen Charakter eines einfachen, flimmernden Epithels unverändert erhält, setzen es außer Zweifel, daß die Regenerationsvorgänge bei der insexuellen Propagation des *Microstoma* auf der Bildungsfähigkeit von Elementen des Parenchyms beruhen“ (Nr. 16, p. 371).

Bei den Planarien kommen die Stammzellen als Bestandteil des Parenchyms ebenfalls vor. Auf Präparaten sind sie zwar schwierig aufzufinden, nicht weil sie selten sind, sondern wegen der überaus starken Entwicklung der Gerüstsubstanz, d. i. der verästelten Bindegewebszellen. — Das Nachfolgende wird nun zeigen, ob die Stammzellen auch bei anderen ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Turbellarien in den Regenerationsvorgängen die hervorragende Rolle spielen, welche v. WAGNER beim *Microstoma* ihnen zugeschrieben hat.

### 1. Regeneration des Gehirnes.

Das Gehirn des *Stenostoma* besteht aus einem Paar großer, 2-lappiger Hirnganglien, die durch eine starke Kommissur verbunden sind. Die Einleitung einer Teilung besteht nun bei *Sten. Langi* in der Anlage eines neuen Gehirnes. An 2 symmetrischen, latero-dorsalen Stellen beginnen die Stammzellen sich rasch karyokinetisch zu teilen. Bald sind die Lücken des Stammzellennetzes ausgefüllt, und nun entsteht auf jeder Seite ein 2-, dann ein 3- bis 5-schichtiges Lager von Stammzellen. Dem Integumente nach innen zu aufsitzend, nehmen die 2 Zellenlager (Zellenpolster) den engen Raum des Pseudocöls ein. Indem sie gegen die Längsachse, d. i. central vorwachsen, erweitern sie den genannten Raum allmählich, wobei sie den Darm vor sich herschieben und einengen, s. Fig. 17—19.

Schon auf dem Stadium, wo die rundlichen Zellenpolster noch vierschichtig sind, nehmen die Stammzellen, welche ihre dorsalen Ränder bilden, spindelförmige Gestalt an: sie wandeln sich zu (meist bipolaren) Ganglienzellen um. Die medio-dorsal gerichteten Fortsätze dieser Zellen treten zusammen und werden infolge raschen Wachstums in der genannten Richtung vorgeschoben. So entsteht jederseits ein Faserzug, der dem Integumente entlang



der dorsalen Mittellinie zustrebt. Schließlich vereinigen sie sich hier, s. Fig. 17 *ac*. Nun ist die neue Hirnkommissur angelegt. Die allermeisten Ganglienzellen, die in den beiden Zellenpolstern noch gebildet werden, besorgen das Wachstum der Commissur dadurch, daß sie je einen Fortsatz an dieselbe abgeben. — Die dorsale Lage der neuen Hirnkommissur ist für die Gattung *Stenostoma* sehr charakteristisch; bei keinem anderen sich teilenden Turbellar finden wir sie dorsal vom Darm.

Der übrige Teil der Stammzellen in den beiden Zellenpolstern wandelt sich nach und nach in Ganglienzellen um. Mit diesem Prozesse geht auch eine Veränderung in der Form der Gehirnanlage Hand in Hand; aus dem runden Zellenlager entsteht durch Auswachsen nach vorn und hinten jederseits ein ovoides Hirnganglion. Hierauf tritt in der Mitte jedes Ganglions eine dorso-ventral gerichtete Einschnürung auf. Am lebenden Tier ist sie sehr deutlich, am konservierten dagegen sehr selten sichtbar, s. Fig. 6. Die Verbindung der so gebildeten 2-lappigen Hirnganglien geschieht durch die oben erwähnte, unterdessen zu mächtiger Entwicklung gelangten Hirnkommissur.

In den Fig. 18 u. 19 sind 2 Querschnitte durch ein beinahe fertig ausgebildetes Gehirn dargestellt. Man sieht die dorsale Lage der Hirnkommissur, die innige Anschmiegung der Hirnganglien an das Integument, sowie die starke Einschnürung des Darmes. Die unregelmäßigen, seitlichen Verdickungen der Hirnkommissur rühren von der starken Kontraktion des Tierchens beim Töten her. — Nachdem der Darmtrichter zerrissen und die Ablösung erfolgt ist, plattet sich der Kopfteil ab und spitzt sich nach vorn etwas zu. Dadurch kommt das Gehirn völlig vor den Pharynx zu liegen und füllt hier fast das ganze Pseudocöl aus. Ein Kopfdarm existiert beim *Stenostoma* nicht. Aus diesem Grunde ist nach der Ablösung die dorsale Lage des neuen Gehirnes auf den ersten Blick nicht wahrzunehmen; es scheint vielmehr mitten im Pseudocöl zu liegen.

Längsnerven, wie sie *Microstoma* besitzt, habe ich bei *Stenostomeen* nicht aufgefunden. Dagegen wird jederseits am Hinterlappen ein Zug von Ganglienzellen gebildet, der sich ziemlich tief in die Pharyngealregion erstreckt. Er dient der Innervation des Pharynx und soll als Gehirnanhang bezeichnet sein, Fig. 6 u. 24.

Das regenerierte Gehirn von *Stenostoma* ist somit eine bilateral-symmetrische Bildung, welche allein durch Vermehrung und Umwandlung von Stammzellen entstanden ist.

Die Angaben über die Organbildungen bei *Catenula* sind so lückenhaft, daß ich vorziehe, auf dieselben gar nicht einzugehen; es ist hier eine erneute Untersuchung nötig.

Die Regeneration des Gehirnes beim *Microstoma* weicht von der geschilderten hauptsächlich in 4 Punkten ab: 1) Es sind hier starke Längsnerven vorhanden. Zwischen ihnen werden dicht hinter dem Septum ebenfalls 2 seitliche Polster von Stammzellen gebildet. Gleichzeitig entsteht eine feine Querkommissur, welche mitten durch die Polster hindurchzieht und die beiden Längsnerven miteinander verbindet. Durch Umwandlung aller Stammzellen der genannten Polster in Ganglienzellen gehen hierauf sowohl die beiden Hirnganglien als auch die fertige Hirnkommissur hervor. Die Längsnerven aber erfahren in der Teilungsebene eine bis zur Zertrennung gehende Verdünnung, s. Fig. 35. 2) Die Gehirnanlagen liegen hier nicht dorsal, sondern ventral vom Darm, s. Fig. 34. Wegen der Anwesenheit eines Kopfdarmes ist auch am ausgebildeten Gehirn diese Lage sehr leicht zu konstatieren. 3) Die einzelnen Hirnganglien schnüren sich in der Mitte nicht ein, d. h. sie werden nicht 2-lappig. 4) Sie sitzen auch nicht direkt dem Integumente auf wie bei *Stenostoma*.

Das *Microstoma*gehirn wird also ebenfalls aus Stammzellen regeneriert; dabei verursacht aber das Vorhandensein starker Längsnerven einige Komplikationen. Vergl. übrigens Nr. 16, p. 375.

Bei Planarien ist von vornherein in Betracht zu ziehen, daß die beiden Längsnerven der ventralen Mittellinie sehr genähert sind und zahlreiche, feine Querkommissuren aufweisen. KENNEL hat die Neubildung des Gehirnes der *Plan. fissipara* beschrieben (Nr. 8, p. 471). Eine etwa im hinteren Körperdrittel gelegene Querkommissur fand er bedeutend verdickt; es ist die neue Hirnkommissur, s. Fig. 9 c'. Seitlich von den Längsnerven sah er an dieser Stelle große Massen von Ganglienzellen entwickelt, welche später gegen die Medianlinie vorrücken und die Kommissur mit einem Ganglienzellenbelag ausstatten. Dann ist das neue Gehirn gebildet. Über die Herkunft der Ganglienzellen sagt KENNEL: „Woher diese Ganglienzellen kommen, weiß ich nicht; ob sie durch Vermehrung schon vorhandener, die Längsnerven begleitender Ganglienzellen entstanden sind, oder ob sie als Neubildungen aus indifferenten Mesodermelementen hervorgehen, muß ich dahingestellt sein lassen, obwohl mir das letztere

wahrscheinlicher ist, weil es dem Vorgang bei Neubildung des Schlundes entsprechen würde“ (Nr. 8, p. 471).

Die Entstehung des Gehirnes bei der Regeneration ganzer Körperteile (z. B. im Vorderkörper der Plan. subtentaculata) ist histologisch noch nicht untersucht. Um zu einem Resultat zu gelangen, sehe ich mich daher veranlaßt, hier einiges mitzuteilen, was ich über diesen Punkt bei der Regeneration infolge künstlicher Teilung der Planarien gesehen habe. Aus Stammzellen entstehen im neuen Vorderkörper zuerst Ganglienzellen, welche feine Längsnerven bilden. Dann treten vorn 2 seitlich gelegene Polster von Stammzellen auf. Gleichzeitig entsteht hier eine feine Querkommissur der Längsnerven, die Anlage der Hirnkommissur. Die genannten Stammzellen wandeln sich hierauf in Ganglienzellen um, durch deren Ausläufer sowohl die genannte Kommissur als auch die Längsnerven eine mächtige Verdickung erfahren. Nun erscheinen die Ganglienzellen als sogen. Ganglienzellenbelag des neuen Gehirnes.

Die Neubildung des Gehirnes geht also bei Planarien prinzipiell ganz gleich vor sich wie bei Microstoma. Der Hauptunterschied besteht nur darin, daß die Stammzellenpolster bei Planarien nicht zwischen, sondern seitlich von den Längsnerven auftreten. — Die Angabe R. HERTWIG's (Nr. 6, p. 223), das neue Gehirn nehme bei Turbellarien seinen Ursprung aus der Haut, ist somit unrichtig. Wir haben gesehen, daß es immer aus dem Parenchym entsteht. Ein Blick auf die Fig. 206 in Nr. 6 und auf meine Fig. 33 u. 34 wird übrigens jedermann genügen, um sich zu überzeugen, daß das Microstoma caudatum, mit dem R. HERTWIG exemplifiziert, gar kein Microstoma, sondern irgend ein Stenostoma ist. Wegen der peripheren Lage der Stammzellen wird allerdings gerade bei den Stenostomeen eine ektodermale Abstammung der Hirnganglien vorgetäuscht.

## 2. Regeneration der Sinnesorgane.

### Geruchsorgane .

besitzt Stenostoma in Form von 2 großen Kopfspalten oder länglichen Grübchen, welche als Wimper- oder Riechgrübchen bezeichnet werden. Ihre Entwicklung beginnt, sobald die Hirnkommissur angelegt ist und die Ganglienanlagen sich nach vorn zu verlängern im Begriffe sind. Einige Epidermiszellen, die ge-

nau über dem vorderen Rande der Zellenpolster liegen, verkürzen sich jetzt sowohl in ihrer Höhe als auch in ihrer Breite, s. Fig. 26 *arg.* Dieser Vorgang scheint mir nichts anderes als die Folge einer Umwandlung in Sinnes- und Stützzellen zu sein. Die paarigen Grübchen, die auf diese Weise entstanden sind, senken sich nach und nach tief in den vorderen Teil der Hirnganglien ein. Alle Epidermiszellen, die infolge Erweiterung der Grübchen in deren Bereich hineingezogen werden, machen ebenfalls den Prozeß der Verkleinerung durch. Zudem ist hervorzuheben, daß mit der Epidermis auch die Basalmembran und der Hautmuskelschlauch in die Vorderlappen des Gehirnes sich einstülpen, wodurch letztere Napfform und die Bedeutung von Riechlappen erhalten, s. Fig. 19 u. 25.

Bis dahin hatten die Riechgrübchen eine runde Form; diese geht allmählich in eine ovale über. Auch die Vertiefung schreitet immer noch vorwärts, welcher Vorgang hauptsächlich auf karyokinetischer Zellteilung innerhalb der Grübchen beruht. Das Resultat sind 2 tiefe, schräg nach innen und hinten gerichtete, spaltförmige Gruben, die reichlich mit Cilien ausgekleidet sind. Zudem besitzen sie einen Belag von gelblich-weißem Schleim, der ohne Zweifel von den Stützzellen ausgeschieden wird. Die Riechzellen (Stützzellen) hat LANDSBERG beschrieben und abgebildet (Nr. 9, p. 9).

Die paarigen Geruchsorgane des *Stenostoma* entstehen also durch Umwandlung von Epidermiszellen in Sinneszellen und durch Einstülpung der betreffenden Hautpartien in die vorderen Lappen der Hirnganglien.

Die Regeneration der Riechgrübchen des *Microstoma* weicht in 2 Punkten von der soeben beschriebenen ab: 1) Die ventrale Lage des Gehirnes macht es unmöglich, daß sie sich in dieses selbst einstülpen. Sie schmiegen sich deshalb mit ihrem inneren Teil an die Längsnerven an und zwar dicht hinter deren Austritt aus dem Gehirn. 2) Die Ausscheidung des Schleimes wird hier von besonderen Drüsen besorgt, welche aus Stammzellen entstehen und die Riechgrübchen in Form einer zierlichen Rosette umgeben (Nr. 16, p. 380).

Was die Planarien betrifft, so hat KENNEL gezeigt, daß die seitlichen Kopfklappen, beziehungsweise Tentakel dieser Tiere höchst wahrscheinlich der Sitz des Geruchsinnes sind (Nr. 8, p. 466); über ihre Regeneration ist noch nichts bekannt.

### Sehorgane.

Ob *Stenostoma* Augen besitze, ist bis heute noch unentschieden; so schreibt O. ZACHARIAS von *Stenostoma leucops*: „Echte Augen sind nicht vorhanden; vielleicht sind aber die dem Gehirn anhängenden, eigentümlichen Bläschen als lichtperzipierende Organe zu deuten“ (Nr. 19, p. 261). v. GRAFF nennt diese Gebilde „schüsselförmige Organe“ (Nr. 4, p. 116), weil an denselben ein schüssel- oder besser sattelförmiges Körperchen durch seinen Glanz auffällt, s. Fig. 7.

Durch die histologische Untersuchung konnte ich mich überzeugen, daß diese Gebilde wirklich Sehorgane, wenn auch sonderbare, sind. Das Augenbläschen besteht aus einem einschichtigen Epithel. An der hinteren Seite ist eine Zelle dieses Epithels zu mächtiger Größe entwickelt und nach dem Centrum des Bläschens zu mit einem lichtbrechenden, sattelförmigen Körper ausgestattet. Dieser Körper färbt sich nicht, sondern fällt auch im Präparat durch seinen Glanz auf. Die genannte große Zelle ist nun nichts anderes, als eine Seh- oder Retinazelle, und der lichtbrechende Körper ist ihr Rhabdom. Das letztere dient dazu, die Lichtwellen aufzufangen und in Erregung zu verwandeln. (Bei Planarien zeichnen sich die Rhabdome ebenfalls durch Größe und eigentümliche Gestalt aus.) Die Retinazelle steht durch eine Ganglienzelle mit dem Hirnganglion in Verbindung.

Die Entwicklung des *Stenostoma*-Auges beginnt schon, wenn das Gehirn etwa zu  $\frac{1}{4}$  gebildet ist. Alsdann schnürt sich das aus Stammzellen bestehende und in regem Wachstum begriffene Hinterende jedes Hirnganglions ein, s. Fig. 22. Die Einschnürung schreitet so lange vorwärts, bis nur noch wenige Zellen die Verbindung des Bläschens mit dem Hirnganglion vermitteln. Gleichzeitig wandelt sich eine Stammzelle zur Retinazelle, eine andere zur Ganglienzelle um, s. Fig. 23. In ersterer entsteht das Rhabdom durch Bildung lichtbrechender Substanz. Bei jüngeren Zoiden ist es im Querschnitt sehr schmal, bei älteren breiter. Pigment fehlt in der Regel; in einigen Fällen konnte ich jedoch ein grauschwarzes Pigment wahrnehmen.

Das *Stenostoma*-Auge wird also aus Stammzellen regeneriert. Es ist durch 2 Merkmale charakterisiert: durch das Vorhandensein einer einzigen Sehzelle und das Fehlen des Pigmentes.

Die Augen des *Microstoma* sind nicht nach dem Typus der „Follikelaugen“, sondern nach dem der „Augenflecken“ ge-

baut. Sie sind pigmentierte Zellgruppen der Epidermis und haben keilförmige Gestalt, s. Fig. 8. Nach v. WAGNER treten sie schon frühzeitig als punktförmige Flecke auf, welche aus kleinen, roten Pigmentkörnchen bestehen. An die Flecke lagern sich so lange neue Körnchen an, bis die normale Größe und Gestalt erreicht ist (Nr. 16, p. 380). Die histologische Untersuchung ist leider noch nicht geliefert; doch ist so viel sicher, daß das Microstoma-Auge nicht aus Stammzellen, sondern aus Epidermiszellen regeneriert wird.

Bei Planarien ist die Neubildung der Augen noch nicht untersucht.

### 3. Regeneration des Pharynx.

Der Schlundkopf der Steno- und Microstomiden ist ein „Pharynx simplex“. Bei Sten. Langi beginnt seine Entwicklung, sobald die Stammzellenpolster der Gehirnanlage vorhanden sind. Sie hebt in gleicher Länge mit diesen mit einer Vermehrung der Stammzellen in der ventralen Mittellinie an, s. Fig. 27 *aph*. Das hierdurch entstehende Zellenpolster hat einen geringen Umfang, gewinnt aber desto rascher die Höhe von ca. 5 Zellen. Nun tritt das wichtigste Stadium ein; denn jetzt entsteht ein kleiner Porus in der Epidermis und über ihm eine kleine Höhle in der Mitte des Zellenpolsters, s. Fig. 17 *aph*. Dadurch werden offenbar die angrenzenden Stammzellen veranlaßt, ein Epithel zu konstituieren.

In der That beginnen die Zellen, welche die Höhle dorsal begrenzen, sich zu verlängern und sich dicht aneinander zu legen. Dieser Prozeß schreitet rasch gegen den Porus hin fort. Das Resultat ist ein Epithelbläschen, das ein kleines Lumen besitzt und mit der Außenwelt durch den feinen Porus verbunden ist. Die 3 oder 4 Epidermiszellen, welche den Porus umgeben, liefern nun durch Zellteilung ebenso viele kleinere Zellen, welche die Verbindung der Epidermis mit dem Schlundbläschen herstellen, s. Fig. 27.

Das Wachstum des Schlundbläschens vollzieht sich durch fortgesetzte, karyokinetische Zellteilung in der Richtung nach innen und hinten. Die Stammzellen, welche nicht zur Konstituierung des Epithels verwendet wurden, verwandeln sich teils zu Muskelzellen, welche, vom Schlunde zum Integumente sich ausspannend, als Retraktoren bezeichnet werden (Nr. 4, p. 79), teils zu Speicheldrüsen. Letztere sind einzellige Drüsen, welche mit je einem

hohlen Fortsatz zwischen die Epithelzellen des Schlundes sich einschieben, um in das Lumen desselben zu münden. Die Zellen haben flaschenförmige Gestalt; ihr Kern liegt gegenüber dem Ausführungsgang; dieser letztere ist bei *Sten. leucops* lang, während er bei *Sten. Langi* sehr kurz bleibt, s. Fig. 19 u. 20.

Unterdessen hat sich das Schlundbläschen derart in die Länge und Breite ausgedehnt, daß es jetzt besser als Schlundsack zu benennen ist. Auch ist die Aufgabe der Stammzellen noch nicht gelöst; fast alle, die im Bereich des Schlundes liegen, werden zu seiner Ausbildung herangezogen. Durch Umbildung in kernlose Muskelfasern liefern sie einen Muskelschlauch, der den Pharynx in gleicher Weise auskleidet, wie der Hautmuskelschlauch die Epidermis. Während aber in letzterem die Längsfasern weit stärker entwickelt sind als die Ringfasern, so ist im Pharyngealmuskelschlauch das umgekehrte Verhältnis zu konstatieren (Fig. 20). Aus den Stammzellen geht auch die große Zahl von Ganglienzellen hervor, welche den Pharynx innervieren. Diese nervösen Elemente spannen sich jederseits zwischen dem Schlundepithel und dem Gehirnanhang aus. Die vorderen Ganglienzellen jedoch inserieren sich direkt an die hinteren Hirnlappen, s. Fig. 18 u. 20.

War bis dahin der neue Pharynx unthätig gewesen, so beginnt er jetzt, fleißige Kontraktionen und Expansionen auszuführen. Sodann bilden seine Epithelzellen einen ähnlichen Cilienbesatz, wie ihn die Epidermiszellen haben. Auch erweitert und vertieft sich der Mund, so daß eine kleine Mundbucht entsteht. Endlich erfolgt der Durchbruch nach dem Darne, d. h. die Verbindung des Pharyngealepithels mit dem Darmepithel. Dieser Akt erhebt den Pharynx in den funktionsfähigen Zustand (Fig. 33 *ph<sub>4</sub>*). Nach einer Wachstumsperiode von mehreren Tagen kann der Schlundkopf schließlich als ausgebildet bezeichnet werden.

Die Hauptstadien der Pharynxbildung, in Fig. 33 nach dem Alter numeriert, sind also folgende:

- 1) Stadium des Zellenpolsters (*ph<sub>1</sub>*),
- 2) " " Schlundbläschens,
- 3) " " Schlundsackes,
- 4) " " funktionsfähigen und
- 5) " " ausgewachsenen Pharynx.

Aus dem Gesagten ergibt sich, daß der *Stenostoma*-Pharynx allein aus Stammzellen regeneriert wird.

Bei *Microstoma* weicht die Neubildung des Schlundkopfes von der geschilderten in mehreren Punkten ab: 1) In dem weiten

Pseudocöl wird auch ein medio-ventrales Zellenpolster von Stammzellen gebildet; aber dieses liegt hier nicht auf dem Integumente, sondern dicht am Darne, s. Fig. 29. 2) Der Übergang zum zweiten Stadium verläuft ganz anders als beim *Stenostoma*. Behufs Umwandlung in Epithelzellen bilden die im Centrum des Zellenlagers gelegenen Stammzellen einen eiförmigen Plasmakörper. Dies geschieht unter Resorption der Zellmembranen und Verlagerung der Kerne gegen die Oberfläche des Plasmakörpers, s. Fig. 29. Seine Zerklüftung in Epithelzellen erfolgt in centripetaler Richtung, und sofort entsteht im Innern eine kleine Höhle, die Pharyngealhöhle; s. Fig. 34 *ph*. Nun ist das Schlundbläschen gebildet. Von der Außenwelt ist es völlig abgeschlossen; aber rasch wächst jetzt sein Epithel gegen die Epidermis vor, welche sich mit ihm unter Bildung einer Mundbucht verbindet, s. Fig. 34 *ph*. 3) Die Stammzellen bilden rings um den Schlund in der Höhe seines ersten Drittels einen Nervenstrang, den sogen. Pharyngealnervenring, s. Fig. 34 u. 35 *phn*. Seine Verbindung mit dem Gehirn und den Seitennerven scheint nur durch Ganglienzellen vollzogen zu werden, deren Ausläufer einerseits hier, andererseits dort sich inserieren. 4) In den Stadien 3 und 4 entwickeln sich die Speicheldrüsen aus den Stammzellen. Aber hier werden sie in weit größerer Zahl und mit viel längeren Ausführungsgängen gebildet als beim *Stenostoma*, s. Fig. 34 *sp*.

Im übrigen verweise ich auf v. WAGNER's ausführliche Darstellung der Pharynxbildung bei *Microstoma* (Nr. 16, p. 377). Ich habe derselben nur hinzuzufügen, daß auch der *Microstomapharynx* mit einem Muskelschlauche ausgestattet wird, der aus Ring- und Längsfasern besteht. — Der Schlundkopf des *Microstoma* samt Nervenring und Drüsenapparat wird also aus Stammzellen regeneriert.

Die Planarien haben einen „Pharynx plicatus“. KENNEL beschreibt seine Neubildung an *Plan. fissipara*, wie folgt (Nr. 8, p. 472): „Der neue Schlund entsteht ganz in derselben Weise aus Mesodermelementen, wie dies für den Embryo durch JIJIMA nachgewiesen worden ist. In dem Mesodermgewebe, das die beiden hinteren Darmschenkel voneinander trennt, tritt eine starke Entwicklung indifferenter Zellen auf, wodurch die Darmäste selbst auseinandergedrängt werden. In dieser Wucherung bildet sich dann ein quer und senkrecht stehender Spalt, welcher sich zu einer Höhle erweitert, deren hintere Wand von einer einzigen Zellenlage gebildet wird, während an der vorderen ein Zellenpfropf



von vorn nach hinten ins Lumen vorspringt. Die Höhle ist die neue Schlundtasche, der Pfropf die Anlage des Schlundes. Letztere ist direkt von vorn nach hinten gerichtet und nicht schräg nach unten geneigt, wie beim Embryo von *Dendrocoelum lacteum* nach JIJIMA. Nun differenzieren sich die Zellen des Schlundpfropfes in Bindegewebe und Muskellagen, von hinten nach vorn tritt ein Kanal im Innern auf, der schon mit einem Epithel ausgekleidet ist, bevor er sich nach vorn in den Darm öffnet, woraus mit Sicherheit hervorgeht, daß auch das Epithel der Schlundröhre wie der ganze Schlund und die Schlundtasche Mesodermgebilde ist, was JIJIMA bei *Dendrocoelum* unentschieden ließ. Noch ist keine äußere Mundöffnung durchgebrochen. Diese entsteht zugleich mit dem Durchbruch der Schlundröhre nach dem Darm zu, wobei sich das Körperepithel ein wenig einsenkt, so daß die Auskleidung des ungemein kurzen Mundtrichters der Epidermis entstammt.“

Der neue Pharynx der *Plan. subtentaculata* ist nach ZACHARIAS ebenfalls mesodermalen Ursprungs (Nr. 18, p. 273). Die Mesodermelemente, von denen die eben citierten Forscher sprechen, sind ohne Zweifel nichts anderes als Stammzellen. Es wird also auch der komplizierte „Pharynx plicatus“ der Planarien allein aus Stammzellen regeneriert. Die Angabe R. HERTWIG's aber, die Abstammung des Schlundkopfes aus der Haut sei bei ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Turbellarien leicht festzustellen, ist gänzlich unrichtig (Nr. 6, p. 223).

#### 4. Regeneration der Kopfdrüsen.

*Stenostoma Langi* besitzt an der ventralen Seite des Kopfes einzellige Drüsen, die zwischen den Epidermiszellen nach außen münden und dem Tierchen zu rascher Anheftung an die Unterlage dienen, s. Fig. 20 *kdr*. In der Darmregion fehlen sie völlig. Deshalb erachte ich sie den durch v. WAGNER beschriebenen Kopfdrüsen des *Microstoma homolog*, welche in großer Zahl im Vorderende dieses Strudelwurmes vorhanden sind (Nr. 16, p. 381).

Während des Teilungsprozesses werden sie hier wie dort in folgender Weise regeneriert. Hinter der Teilungsebene und ventral gelegene Stammzellen beginnen beträchtlich sich zu vergrößern. Ihre Kerne rücken an die dem Integumente abgewendete Seite; die ihm zugekehrten Pole aber bilden je einen zarten Fortsatz. Zwischen die Epidermiszellen vorwachsend und an der Spitze sich öffnend, werden diese Fortsätze der flaschenförmigen Zellen zu

Ausführungsgängen. Das Protoplasma hat unterdessen ein granuliertes Aussehen und die Fähigkeit erlangt, ein klebriges Sekret zu liefern (Fig. 18).

Nach BÖRMIG können bei Turbellariendrüsen 4 Phasen der Sekretionsthätigkeit unterschieden werden (Nr. 2, p. 215):

- 1) Phase der blassen Zelle mit rundem Kern.
- 2) Phase der färbbaren Wolken und Kernausläufer.
- 3) Phase der Bildung des eigentlichen Sekretes, der Körnchen.
- 4) Phase der Wiederherstellung der Zelle.

Je nach der Sekretionsphase bietet nun eine einzelne Kopfdrüse einen verschiedenen Anblick dar. Ihr Protoplasma kann homogen bis grobkörnig sein. Die Unterscheidung obiger Phasen kann übrigens am leichtesten an den Speicheldrüsen des *Microstoma* vorgenommen werden; denn diese sind in einem einzigen Schnitte sehr zahlreich vorhanden.

Aus dem Gesagten ergibt sich, daß die Kopfdrüsen des *Steno-* und *Microstoma* aus Stammzellen regeneriert werden. — Über die Neubildung ähnlicher Drüsen bei Planarien ist noch nichts bekannt.

## 5. Regeneration des Exkretionsapparates.

Die Nieren der Süßwasserturbellarien sind Protonephridien (Nr. 6, p. 217). Es sind, die *Stenostomiden* ausgenommen, immer 2 solcher Organe vorhanden, bei diesen aber nur eines. Die Kenntnis des Protonephridiums ist bei der Gattung *Stenostoma* zum Teil noch unsicher; so schreibt ZACHARIAS: „Das Wassergefäßsystem hingegen hat bei den *Stenostomiden* eine besondere Gestaltung, insofern es aus einem einzigen Kanal besteht, der am Hinterende ausmündet und, von hier aus der Mittellinie des Körpers folgend, bis in den Kopfteil verläuft, um hier in einer Schlinge umzubiegen und zurückzukehren. Was aus diesem rückläufigen Teile wird, ist noch nicht genau klagestellt. L. v. GRAFF vermutet, daß derselbe sich in feinere Zweige auflöst. Ich habe aber von einer solchen Verästelung auch mit den besten Linsen nichts entdecken können“ (Nr. 19, p. 262).

Nach vieler Anstrengung ist es mir gelungen, über das Exkretionsorgan des *Sten. Langi* Klarheit zu bekommen. In Fig. 6 habe ich den sogen. rückläufigen Teil und seine Verästelung dargestellt, und in Fig. 33 den medio-dorsalen Längskanal mit seiner ventralen Mündung im Kaudalanhang. Fig. 21 zeigt sodann, daß der Längskanal dieses Turbellars ein dickwandiges, ansehnliches

Rohr ist, das im Querschnitt ca. 6 Zellen aufweist. Auch sieht man hier, daß der aus ihm hervorstehende rückläufige Teil ziemlich dicht mit kirschenähnlichen Zellen besetzt ist; es sind die als Exkretionszellen bezeichneten, mit Wimperflämmchen ausgestatteten Gebilde.

Sobald eine Teilung eingeleitet ist, und die Stammzellen ihre ungeheure Thätigkeit entfalten, entsendet der Längskanal dicht hinter der Teilungsebene ein feines, rückläufiges Kanälchen. Anfangs besteht es nur aus 1 oder 2 Zellen; aber durch wiederholte Zellteilung wächst es rasch. Dabei rücken die Kerne weit auseinander, s. Fig. 25. Hierauf beginnen einige Zellen sich seitlich vom Kanälchen abzuschneiden, bis sie nur noch mit einem dünnen, hohlen Stiel mit ihm und seinem Lumen in Verbindung stehen; dies sind die Exkretionszellen, s. Fig. 21. Sie sind sehr klein, nur wenig größer als der Kern einer Stammzelle. Deshalb sieht man selbst bei starken Vergrößerungen am lebenden Tier diese Zellen mit ihren lebhaft flackernden Wimperflämmchen nur selten. Auf Präparaten sind sie dagegen leicht aufzufinden, denn sie färben sich sehr intensiv. Zudem unterscheiden sie sich sehr scharf von dem übrigen Parenchym durch ihre Kleinheit und kirschenähnliche Form. Weder mit den spärlich vorhandenen verästelten Bindegewebszellen noch mit den Stammzellen können sie verwechselt werden.

In dem Maße, als die Regenerationen vorwärts schreiten, wächst auch das neue Kanälchen. Zudem bildet es einen Seitenast und hernach noch einige kleinere Verzweigungen. Das Resultat ist eine Verästelung, wie sie in Fig. 6 dargestellt ist. Einige Zweige sind so dicht mit Exkretionszellen besetzt, daß sie ein traubiges Ansehen darbieten. Die hohlen Stiele der genannten Zellen sind hier kurz; am Längskanal dagegen, wo sie im Bereich des neuen Kopfteils auch in Menge gebildet werden, sind die Stiele doppelt so lang; s. Fig. 17. — Übrigens sind es nicht nur die Exkretionszellen, welche, von der Perivisceralflüssigkeit umspült, die Exkretionsstoffe aufsaugen; auch die Zellen des Längskanals sind exkretorisch thätig. Zudem ist hervorzuheben, daß die Kanalzellen mit Cilien ausgestattet sind, die in das Lumen des Rohres vorragen, s. Fig. 25.

Unterdessen ist die Ringfurche tief geworden, und die häufigen Kontraktionen veranlassen den für beide Individuen noch immer gemeinsamen Längskanal, den Zusammenhang seiner Zellen in der Teilungsebene zu lockern. Während oder kurz vor der Ablösung

wird sodann der Längskanal an dieser Stelle zerrissen. Am Leittier bildet sich bei der Wundheilung zugleich der neue Exkretionsporus in der Epidermis. Beim anderen Individuum heilt die Rißstelle des Längskanals, welche dicht vor dem Abgangspunkt des regenerierten Kanälchens liegt, rasch zu. Auf diese Weise kommt das zustande, was ZACHARIAS in obigem Citat die Umbiegungsstelle oder „Schlinge“ des Hauptgefäßes nennt; s. Fig. 33. Das rückläufige Kanälchen erweist sich somit als der neugebildete Teil des Exkretionsorganes.

Es braucht wohl kaum darauf aufmerksam gemacht zu werden, daß der Hauptkanal während des Teilungsprozesses ein bedeutendes Längenwachstum zu vollziehen hat. Ohne Zweifel wird es durch häufige, karyokinetische Zellteilung erzielt. Ich will noch hinzufügen, daß ich bei 2 Exemplaren von *Sten. leucops* das rückläufige Kanälchen gänzlich unverzweigt vorfand. Es verlief hier medio-dorsal, neben dem Hauptkanal bis zum hinteren Körperdrittel. Von ca. 70 untersuchten Tieren waren dies jedoch die einzigen, und gehört diese Erscheinung somit zu den Ausnahmen.

Aus dem Gesagten ergibt sich, daß die Regeneration des Protonephridiums von *Stenostoma* nicht aus Stammzellen, sondern aus Zellen des Längskanals selbst erfolgt. Hier liegt also nicht Neubildung eines ganzen Organes vor, sondern nur Reproduktion eines Organteiles.

Über diese Vorgänge ist bei den anderen Süßwasserturbellarien noch nichts bekannt. Meine wenigen Beobachtungen an lebendem Material von *Microstoma lineare* habe ich in Fig. 8 niedergelegt. Die 2 seitlich gelegenen Protonephridien münden zwischen den Riechgrübchen getrennt nach außen (Nr. 15, p. 51). Die Längskanäle sind aber so fein, daß sie nur bei starken Vergrößerungen gesehen werden können. Ihr gewundener Verlauf (wie in Fig. 8) rührt von der starken Kontraktion der untersuchten Tiere her. Auf Querschnitten des *Micr. giganteum* habe ich konstatiert, daß sie im Querschnitt nur aus ca. 2 Zellen bestehen.

Während des Teilungsprozesses werden die Längskanäle veranlaßt, in der Teilungsebene in je 2 Stücke sich zu zerlegen; gleichzeitig werden im hinteren Individuum die neuen Ausführungsgänge und Exkretionsporen zwischen den Riechgrübchen gebildet. Sowohl die wenigen Seitenzweige, welche sich im Bereich des neuen Pharynx ausbreiten, als auch die genannten Ausführungsgänge werden ohne Zweifel auch hier aus Zellen der Protonephridien selbst regeneriert.

## 6. Anhang. Entstehung der Geschlechtsorgane.

Ogleich dieser Gegenstand meinem Thema fern liegt, sehe ich mich genötigt, auch hierüber einiges mitzuteilen; denn hierdurch wird die Bedeutung der Stammzellen in ein weit helleres Licht treten.

*Stenostoma Langi* entwickelt im Oktober Geschlechtsorgane und erweist sich als protandrischer Hermaphrodit. Zuerst entsteht in der Pharyngealregion ein medio-ventral gelegenes, ovales Zellenpolster von Stammzellen; es ist die Hoden-Anlage. Nach Erreichung einer gewissen Größe gruppieren sich seine Zellen zur Bildung von ca. 20 Hodenbläschen; s. Fig. 15. Bald hernach lösen sich die Hodenfollikel ab, welcher Vorgang von hinten nach vorn sich vollzieht. Sie sammeln sich zu beiden Seiten des Pharynx im Pseudocöl an, s. Fig. 16. Nun werden die Spermatozoen gebildet. *Stenostoma* besitzt also follikuläre Hoden. Einen Penis habe ich nicht gesehen.

Das Ovarium entsteht medio-ventral im Pseudocöl, etwas vor der Körpermitte. Die Stammzellen bilden ein ovales Zellenpolster, welches durch Resorption der Zellmembranen in das Stadium eines sog. Syncytiums übergeht. Am vorderen und hinteren Ende dieses Plasmakörpers beginnt sodann die Abspaltung der Eier, s. Fig. 15. Ist dieser Prozeß unter Bildung von ca. 10 Eiern bis in die Mitte vorgeschritten, so zerfällt das anfangs unpaare Ovarium in einen vorderen und einen hinteren Teil, Fig. 16. Unterdessen statten sich die Eier mit Dotterplättchen reichlich aus und erhalten dadurch ein dunkelbraunes Aussehen. Endlich lösen sich die vordersten und hintersten Eier ab; sie werden im Pseudocöl befruchtet. Die Eiablage erfolgt in der Regel erst, wenn die ersten Furchungsstadien eingetreten sind.

Die weibliche Geschlechtsöffnung liegt ventral an der Grenze von Pharynx und Darm, die männliche ebenfalls ventral, in der Mitte der Pharyngealregion. Die männliche Geschlechtsreife tritt erheblich früher auf, als die weibliche. Selbstbefruchtung ist somit nicht wohl anzunehmen. Meine Figuren 15 und 16 sind Abbildungen von Tieren, wo ausnahmsweise die Hoden und der Eierstock gleichzeitig als in Entwicklung begriffene Organe zu sehen waren. In der Regel sind nur noch kleine Rudimente der Hodenfollikel vorhanden, wenn das Ovarium angelegt wird.

Aus dem Gesagten ergibt sich, daß die Geschlechtsorgane des *Stenostoma* aus Stammzellen entstehen.

Ueber die Genese dieser Organe bei Microstomiden scheint noch nichts bekannt zu sein.

Betreffs der Planarien beobachtete ich die Entstehung der Hodenfollikel und Dotterstöcke aus Stammzellen ebenfalls. Übrigens hat JIJIMA die parenchymatische Abstammung dieser Organe, sowie der Keimstöcke entdeckt (Nr. 7, p. 454 ff.). Dagegen ist seine Behauptung, die Wand der Pharyngealtasche bilde „nach hinten fortwachsend“ das Epithel des Atrium genitale und seiner Dependenzien (ibid. p. 450), nach meinen Beobachtungen unrichtig. Das genannte Epithel entsteht in loco aus Stammzellen.

### B. Das Wachstum der Zooide.

Das Wachstum der Zooide, beziehungsweise des Muttertieres ist als ein Längenwachstum zu bezeichnen. Ein Blick auf die Fig. 1—5 u. 33 genügt, um sich zu überzeugen, daß in den 7 Tagen einer Teilung Großes geleistet wird. Auf Präparaten sieht man in der Epidermis eine Menge kleiner, spindelförmiger Zellen zwischen den für Stenostoma typischen Cylinderzellen, s. Fig. 17 u. 26. In der Kopf- und Pharyngealregion des Leittieres sind sie jedoch selten. Sie sind nichts anderes als junge Epidermiszellen.

Die karyokinetisch sich teilende Hautzelle ist nämlich an ihrem distalen Ende mit feinen Rhabditen, einer Cuticula und vielen Cilien besetzt. Bei der Zellteilung zerfällt sie nun in 2 ungleiche Teile. Die Zellplatte liegt nicht in der Längsachse der Cylinderzelle, sondern biegt uhrglasförmig auf die Seite. Auch die Kernspindel nahm vorher eine entsprechende Stellung ein, Fig. 31 u. 32. So entsteht neben einer größeren eine kleine, spindelförmige Epidermiszelle, welche rasch wächst und nachträglich die oben genannte Ausstattung selbst hervorzubringen hat. Sie färbt sich intensiv. — Am Darmepithel vollziehen sich die gleichen Vorgänge.

Diejenigen Stammzellen, die sich nicht an den Organbildungen beteiligen, haben während des Teilungsprozesses durch karyokinetische Zellteilung die Vergrößerung des Stammzellennetzes zu besorgen. Überdies haben sie neue verästelte Bindegewebszellen, sowie Muskelfasern an die beiden Muskelschläuche zu liefern (Haut und Darmmuscularis), s. Fig. 25. Dies die Wachstumsvorgänge bei Stenostoma Langi. Wie sie sich bei

Microstomiden und Planarien vollziehen, ist noch nicht bekannt; wahrscheinlich sind sie von den beschriebenen sehr wenig verschieden.

### C. Ringfurchenbildung und Ablösung.

Bei Stenostomeen beginnt die Bildung der Epidermisfurche ca. 24 Stunden nach Anlage des neuen Gehirnes. Besondere histologische Bildungen (Septen) suchte ich aber in der Teilungsebene auf Längs- und Querschnitten umsonst. Sie scheint nichts anderes als eine rein mechanische Einschnürung zu sein. Die Ringfasern der Haut- und Darmmuscularis werden ohne Zweifel gereizt, dicht vor dem neuen Gehirne in beständig zunehmender Kontraktion zu verharren. Dadurch ist aber die Teilungsebene fixiert, und die Ringfurche muß auftreten.

Wie die Ringfurchenbildung ein mechanischer Einschnürungsvorgang ist, so besteht die Ablösung in einer mechanischen Abschnürung. Durch die Thätigkeit der oben genannten Muskelschläuche wird eine Lockerung des Zellenverbandes in der Teilungsebene bewerkstelligt. Der Endeffekt ist die gänzliche und plötzlich eintretende Aufhebung dieses Verbandes: die Ablösung. Die Heilung der hierbei entstandenen Wundflächen nimmt kaum  $\frac{1}{2}$  Stunde in Anspruch. Sie ist von einer starken Kontraktion der wunden Körperspitzen begleitet und besteht in Abplattung und Vermehrung der die Wundränder bildenden Epidermis-, bezieh. Darmzellen. Bald stoßen diese in der Mitte der kleinen Wunden zusammen und nehmen nach und nach wieder cylindrische Gestalt an.

Am Leittier wächst sodann das Integument des Körperendes nach hinten aus, wodurch der neue Kaudalanhang entsteht. Auch die Stammzellen vermehren sich hier und statten ihn nach innen zu mit einem lockeren Besatze aus. Über die Neubildung der Schwanz- oder Kaudaldrüsen habe ich nicht genügende Beobachtungen gemacht; wahrscheinlich entstehen sie wie die Kopfdrüsen aus Stammzellen. Die als Haftpapillen bezeichneten, nur nach einer Anheftung des Tierchens sichtbaren Gebilde sind wohl nichts anderes als die vorgestülpten Ausführungsgänge dieser Drüsen.

Die Microstomeen verhalten sich in der geschilderten Weise. Das in der Teilungsebene auftretende Doppelseptum entsteht ohne Zweifel durch Ausstülpung der Membrana propria des Darmes. Schon LANDSBERG hat mitgeteilt, daß letztere Membran

bei diesen Turbellarien vorhanden ist (Nr. 9, p. 8). Die Zusammensetzung des Septums aus 2 dünnen Lamellen ist somit nur eine Folge seiner Entstehung. Ich konnte keine Kerne oder Muskelfasern in ihm finden. — Bei Planarien wird kein Septum gebildet.

---

### 3. Teil.

#### VI. Vergleich mit der Entwicklungsgeschichte.

Die große Bedeutung der Stammzellen bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung der Süßwasserturbellarien ist nun gezeigt worden. Wir haben gesehen, daß sie imstande sind, das gesamte Gehirn, den kompletten Pharynx, Augen und Hautdrüsen zu liefern. Das Vermögen der asexuellen Propagation beruht zum größten Teil auf ihrer Anwesenheit. Wenn die geschlechtliche Generation auftritt, so sind es wieder die Stammzellen, auf deren Kosten die Genitalorgane gebildet werden.

Die Entwicklung der Steno- und Microstomiden ist leider noch fast gänzlich unbekannt; diejenige der Süßwasserplanarien dagegen wurde durch JIJIMA und HALLEZ genau untersucht (Nr. 5 u. 7). Sehr auffallend ist die Rolle, welche hier die sog. Wanderzellen spielen. In Fig. 30 habe ich die Genese der verschiedenen Organe schematisch darzustellen gesucht. Aus dem Ei gehen durch fortgesetzte Teilungen ca. 70 Plastomeren hervor, die nicht miteinander in direkter Verbindung stehen und deshalb als Embryonalzellen bezeichnet werden (*emb*). Sie liefern das primäre Ektoderm (*ect<sub>1</sub>*) und das primäre Entoderm (*ent<sub>1</sub>*); hierdurch entsteht eine Art Blastocöl (Pseudocöl), und die in ihm eingeschlossenen, übrigen Embryonalzellen heißen nun Wanderzellen (*emb, w*). Aus diesen letzteren entstehen nacheinander: das sekundäre Ektoderm (*ect<sub>2</sub>*), das sekundäre Entoderm (*ent<sub>2</sub>*), das übrige Parenchym (*p*), das Nervensystem (*nerv*), der definitive Pharynx (*ph*), etc.

Die Ontogenie der Tricladen weicht von derjenigen der Polycladen sehr bedeutend ab, und LANG hat ohne Zweifel das Richtige



getroffen, wenn er die erstere eine stark „cänogenetische“ nennt (Nr. 11, p. 165). — Wenn die junge Planarie aus dem Coccon ausgeschlüpft ist, sind ihre Wanderzellen nicht verschwunden; unter dem Namen „unverästelte Bindegewebszellen“ (oder Stammzellen) sind sie im Gegenteil reichlich vorhanden und bewahren, wie die Vorgänge bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung beweisen, ihren Charakter völlig. Embryonal-, Wander- und Stammzellen sind also der Qualität nach identisch. Aus diesem Grunde habe ich v. WAGNER's Bezeichnung der letzteren Elemente (beim Microstoma) als „Bildungszellen“ nicht acceptiert. Mit dem Namen Stammzellen will ich eben ihren embryonalen Charakter hervorheben. — Wenn die Planarie ca. 1 Jahr alt ist, so entwickeln sich die Geschlechtsorgane aus den Stammzellen, wie auch in Fig. 30 angedeutet ist (*ge*).

Die Genese der verschiedenen Organe während der asexuellen Propagation ist somit bei Planarien genau dieselbe, wie bei der Entwicklung des Embryo. Hier wie dort spielen die Wanderbezieh. Stammzellen die Hauptrolle.

## VII. Verhältnis der ungeschlechtlichen Fortpflanzung zum Regenerationsvermögen.

Alle Süßwasserturbellarien sind mit Stammzellen ausgestattet, und doch pflanzen sich verhältnismäßig nur wenige ungeschlechtlich fort. Welchen Zweck außer der Bildung von Genitalorganen hat denn diese Ausstattung bei den anderen? Durch die Untersuchung der histologischen Vorgänge bei der Regeneration ganzer Körperteile bin ich zu der Überzeugung gelangt, daß die Stammzellen die eigentlichen Träger des Regenerationsvermögens der Süßwasserturbellarien sind. Ich habe beobachtet, daß Turbellarien mit reichlicher Ausstattung mit Stammzellen ein großes, andere mit spärlicher Ausstattung ein geringes Regenerationsvermögen besitzen, z. B. *Plagiostoma Lemani*. Jedes fissipar proliferierende Turbellar hat aber, wie zu erwarten ist, ein hohes Regenerationsvermögen.

Bei den ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Turbellarien ist nun das Regenerationsvermögen in den Dienst der Fortpflanzung gestellt zum Zwecke einer möglichst großen Ausbreitung der Art. Die Aufgabe der Stammzellen ist also eine doppelte:

1) Sie haben dem Tiere die Fähigkeit der Regeneration und eventuell der fissiparen Prolifikation zu verleihen und 2) zur bestimmten Zeit die Geschlechtsorgane zu liefern.

Betreffend die Phylogenese der Teilung stellen KENNEL und LANG die Hypothese auf, „daß für die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Knospung und Teilung bei den Metazoen das Regenerationsvermögen den Ausgangspunkt bildete“ (Nr. 12, p. 112). Aus den vielen von LANG hierüber angestellten Betrachtungen citiere ich folgenden Passus: „Wenn die Fortpflanzung durch Teilung und Knospung aus einem hochentwickelten Regenerationsvermögen hervorgegangen ist, so darf dieselbe nicht in Tierabteilungen vorkommen, bei denen das Regenerationsvermögen so gering ist, daß die wichtigsten Organe (Centralnervensystem, Herz u. s. w.) nicht regeneriert werden können. Solche Abteilungen sind die Vertebraten, die Arthropoden und die Mollusken. Wir konstatieren, daß in der That in diesen Gruppen keine Fortpflanzung durch Teilung oder Knospung vorkommt. Dagegen ist es äußerst leicht, sich davon zu überzeugen, daß Fortpflanzung durch Teilung und Knospung in ganz besonders hohem Grad in solchen Abteilungen angetroffen wird, deren Angehörige durch ihr hohes Regenerationsvermögen berühmt sind. Nur von den Tunicaten läßt sich dies nicht behaupten. Es ist mir wenigstens nichts von einem hochentwickelten Regenerationsvermögen der Ascidien bekannt“ (Nr. 12, p. 116).

Eine Vergleichung mit den interessanten Ergebnissen der H. RANDOLPH'schen Untersuchung der Regenerationsvorgänge bei *Lumbriculus* (Nr. 13) denke ich in der, wie ich hoffe, bald nachfolgenden Arbeit über „die Regeneration der Süßwasserturbellarien“ vorzunehmen. Es genügt hier, auf die sehr große Ähnlichkeit der „Neoblasten“ des *Lumbriculus* mit den Stammzellen der Turbellarien hinzuweisen.

---

### VIII. Zusammenfassung.

1) Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Turbellarien ist als Paratomie zu bezeichnen, als Teilung, die von Organbildungen begleitet ist. Knospung kommt bei dieser Tierklasse nicht vor.

2) Bei den Turbellarien können folgende Prolifikationsformen unterschieden werden:

- a) Paratomie mit Regeneration ganzer Körperteile:
  - 1) mit verspäteten Organbildungen, z. B. Plan. albissima;
  - 2) mit eingeleiteten Organbildungen, z. B. Plan. subtentaculata.
- b) Paratomie ohne Regeneration ganzer Körperteile:
  - 3) mit vorzeitigen Organbildungen und mit Resorptionserscheinungen, z. B. Plan. fissipara;
  - 4) mit vorzeitigen Organbildungen, aber ohne Resorptionserscheinungen, z. B. Microstoma, Stenostoma, Catenula.
- 3) Die Strobilation der naheverwandten Cestoden muß als eine durch Parasitismus stark reduzierte Teilung aufgefaßt werden.
- 4) Das Gehirn der fissiparen Turbellarien wird ausschließlich aus Stammzellen (= unverästelte Bindegewebszellen) regeneriert.
- 5) Die Riechgrübchen der Stenostomeen entstehen durch Umwandlung von Epidermiszellen in Riechzellen und durch Einstülpung der betreffenden Hautpartien in die vorderen Lappen der Hirnganglien. Die Riechgrübchen des Microstoma dagegen senken sich nicht in das Gehirn ein.
- 6) Das Stenostoma-Auge (schüsselförmiges Organ) wird aus Stammzellen regeneriert, die sich von der Gehirnanlage abschnüren. Bei Microstoma entsteht das Auge durch Umwandlung von Epidermiszellen in Retinazellen.
- 7) Der Pharynx simplex der Steno- und Microstomiden, sowie der Pharynx plicatus der Planarien werden allein aus Stammzellen regeneriert.
- 8) Auch die Kopfdrüsen (Hautdrüsen) der Steno- und Microstomiden werden aus Stammzellen neugebildet.
- 9) Die Regeneration des Protonephridiums erfolgt aus Zellen des Längskanals selbst; es liegt hier nicht Neubildung eines ganzen Organes vor, sondern nur Reproduktion eines Organteiles.
- 10) Das intensive Wachstum der Zooide während des Teilungsprozesses erfolgt durch häufige karyokinetische Zellteilung sowohl in der Epidermis, als auch im Parenchym und Darmepithel.
- 11) Die Genese der verschiedenen Organe während der asexuellen Propagation ist genau dieselbe, wie bei der Entwicklung des Embryo der Planarien.
- 12) Die Aufgabe der Stammzellen ist eine doppelte: 1) sie haben dem Strudelwurm die Fähigkeit der Regeneration und eventuell der fissiparen Prolifikation zu verleihen und 2) zur bestimmten Zeit die Geschlechtsorgane zu liefern.

### Wichtigste Litteratur.

- 1) BERGENDAL, Zur Kenntnis der Landplanarien, in: Zool. Anz., Nr. 249, 1887.
- 2) L. BÖHMIS, Untersuchungen über rhabdocöle Turbellarien, in: Z. f. w. Zool., Bd. 51, 1891, p. 167.
- 3) FLETCHER und HAMILTON, Notes on Australian Land-Planarians with description of some new species. Proc. Linn. Soc. N.-S.-Wales (2), Vol. 2, p. 349.
- 4) L. v. GRAFF, Monographie der Turbellarien, I. Rhabdocoelida. Leipzig 1882.
- 5) P. HALLEZ, Embryogénie des Dendrocoeles d'eau douce. Paris 1887.
- 6) R. HERTWIG, Lehrbuch der Zoologie. 2. Aufl. Jena 1893.
- 7) J. JIJIMA, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasser-Dendrocölen, in: Z. f. w. Zool., Bd. 40, 1884, p. 359.
- 8) J. KENNEL, Untersuchungen an neuen Turbellarien, in: Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont. d. Tiere, Bd. 3, 1887, p. 447.
- 9) B. LANDSBERG, Über einheimische Microstomiden. Programm des Königl. Gymnasiums zu Allenstein, 1887.
- 10) A. LANG, Die Polycladen des Golfes von Neapel. Leipzig 1884.
- 11) — Lehrbuch der vergleich. Anatomie. 9. Aufl. Jena 1888.
- 12) — Über den Einfluß der festsitzenden Lebensweise auf die Tiere etc. Jena 1888.
- 13) H. RANDOLPH, The regeneration of the tail in Lumbriculus, in: Journal of Morphology, Vol. 7, 1892.
- 14) E. SEKERA, Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserturbellarien, in: Sitz.-Ber. d. Böhm. Ges. d. Wiss. Prag, Jahrg. 1888. (Mit deutschem Auszug.)
- 15) SILLIMANN, Beobachtungen über die Süßwasserturbellarien Nord-amerikas, in: Z. f. wiss. Zool., Bd. 41, 1885, p. 53.
- 16) F. v. WAGNER, Zur Kenntnis der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von Microstoma, in: Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont. d. Tiere, Bd. 4, 1890, p. 349.
- 17) A. WEISMANN, Das Keimplasma. Jena 1892.
- 18) O. ZACHARIAS, Ergebnisse einer zoolog. Exkursion in das Glatzer, Iser- und Riesengebirge, in: Z. f. w. Zool., Bd. 43, 1886, p. 252.
- 19) — Die Tier- und Pflanzenwelt des Süßwassers. Bd. 1. Leipzig 1891.

## Erklärung der Abbildungen.

### Gemeinsame Buchstabenbezeichnungen:

<i>a</i> Auge.	<i>lk</i> Längskanal des Protonephridiums.
<i>ag</i> Anlage des Gehirnes.	<i>ln</i> Längsnerv.
<i>aph</i> „ „ Pharynx.	<i>m</i> Mund.
<i>arg</i> „ „ Riechgrübchens.	<i>ms</i> Muskelzelle.
<i>c</i> Hirnkommissur.	<i>n</i> Nesselzelle.
<i>ci</i> Cilien.	<i>o</i> Ovarium.
<i>d</i> Darm.	<i>ph</i> Pharynx.
<i>df</i> Darmfalte.	<i>phe</i> Pharyngealepithel.
<i>dm</i> Darmmuskelschlauch.	<i>phh</i> Pharyngealhöhle.
<i>dt</i> Darmtrichter.	<i>phm</i> Pharyngealmuskelschlauch.
<i>ep</i> Epidermis.	<i>phn</i> Schlundnervenring.
<i>exp</i> Exkretionsporus.	<i>pr</i> Protonephridium.
<i>f</i> Ringfurche.	<i>ps</i> Pseudocöl.
<i>g</i> Gehirn.	<i>r</i> Retraktoren des Pharynx.
<i>gs</i> Ganglienzelle.	<i>rg</i> Riechgrübchen.
<i>h</i> Hodenanlage.	<i>rk</i> Rückläufiges Kanälchen des Protonephridiums.
<i>hb</i> Hörbläschen.	<i>s</i> Septum.
<i>hd</i> Hautdrüse.	<i>sp</i> Speicheldrüsen.
<i>hg</i> Hirnganglion.	<i>st</i> Stammzellen.
<i>hf</i> Hodenfollikel.	<i>s</i> Gehirnanhang.
<i>hm</i> Hautmuskelschlauch.	
<i>kd</i> Kopfdarm.	
<i>kdr</i> Kopfdrüsen.	

### Tafel XXVI.

Fig. 1. *Stenostoma Langi*, Muttertier von der Rückenseite gesehen. Die von der anderen Seite durchschimmernden Organe des mit dem Deckglase leicht gepreßten Tieres sind mitgezeichnet. Dies ist auch der Fall bei den Fig. 3, 4, 5, 6, 8, 15, 16. <sup>84</sup>/<sub>1</sub>.

Fig. 2. *Sten. Langi*, Kette von 3 Zooiden von der Seite gesehen. <sup>84</sup>/<sub>1</sub>.

Fig. 3. *Sten. Langi*, Kette von 2 Individuen von der Bauchseite. Pharynx im Moment des Vorscheinens. <sup>84</sup>/<sub>1</sub>.

Fig. 4 u. 5. *Sten. Langi*, Ketten von je 5 Zooiden von der Rückenseite gesehen. <sup>84</sup>/<sub>1</sub>.

Fig. 6. *Sten. Langi*, Kopfteil von der Bauchseite gesehen. Aus mehreren starken Vergrößerungen in reduziertem Maßstab zusammengestellt. Vorderrand ist nicht typisch.

Fig. 7. *Sten. leucops*, Auge nach dem lebenden Tier gezeichnet; ca. <sup>600</sup>/<sub>1</sub>.

Fig. 8. *Microstoma lineare*, Kette von 2 Muttertieren, vergrößert.

Fig. 9. *Planaria fissipara*, medianer Längsschnitt; nach J. KENNEL, abgeändert.

Fig. 10. *Plan. fissipara*; nach J. KENNEL.

Fig. 11. *Plan. albissima*; nach SEKERA.

Fig. 12. *Plan. subtentaculata*; nach O. ZACHARIAS.

Fig. 13. Dito; ein abgelöstes Zooid.

#### Tafel XXVII.

Fig. 14. *Catenula lemnae*; nach SEKERA; abgeändert.

Fig. 15 u. 16. *Sten. Langi*, Geschlechtstiere.

Fig. 17. *Sten. Langi*, Querschnitt eines jungen Zooides.  $^{675}/_1$ .

Fig. 18. *Sten. Langi*, Querschnitt eines älteren Zooides.  $^{675}/_1$ .

Fig. 19. Dito; der 3. Schnitt vor Fig. 18.

Fig. 20. *Sten. Langi*, Querschnitt durch die Schlundregion.  $^{675}/_1$ .

#### Tafel XXVIII.

Fig. 21. *Sten. Langi*, Teil eines Querschnittes durch ein jüngeres Zooid.  $^{675}/_1$ .

Fig. 22. *Sten. Langi*, Anlage des Auges, Längsschnitt.  $^{600}/_1$ .

Fig. 23. Dito; Längsschnitt des Auges.  $^{600}/_1$ .

Fig. 24. Dito; Längsschnitt des Gehirnanhangs.  $^{675}/_1$ .

Fig. 25. *Sten. Langi*, Teil eines medianen Längsschnittes.  $^{675}/_1$ .

Fig. 26. *Sten. Langi*, Stück aus einem senkrecht auf die Riechgrüben geführten Längsschnitt.  $^{675}/_1$ .

Fig. 27. *Sten. Langi*, Stück eines medianen Längsschnittes.  $^{675}/_1$ .

Fig. 28. *Sten. Langi*, Teil eines Längsschnittes, um das Stammsellennetz zu zeigen.  $^{700}/_1$ .

Fig. 29. *Micr. giganteum*, Stück eines medianen Längsschnittes.  $^{675}/_1$ .

#### Tafel XXIX.

Fig. 30. Schema. Genese der verschiedenen Organe beim Embryo einer Planarie; siehe Text, Abschnitt VI.

Fig. 31 u. 32. *Sten. Langi*, 2 Stadien der Teilung einer Epidermisselle, halbschematisch. Profilsansicht.

Fig. 33. *Sten. Langi*, medianer Längsschnitt einer Kette von 2 Individuen mit zusammen 5 Zooiden, halbschematisch.  $^{180}/_1$ .

Fig. 34. *Micr. giganteum*, medianer Längsschnitt einer Kette von 2 Individuen; halbschematisch. Die Septen, Darmfalten und Schlundköpfe sind nach dem Alter numeriert.  $^{110}/_1$ .

Fig. 35. *Micr. giganteum*, Kette von 2 Muttertieren von der Bauchseite gesehen, um die Gehirnbildung zu zeigen.

# **Beiträge zur Kenntnis der Anordnung, Correlation und Funktion der Mantelorgane der Tectibranchiata.**

Von

**John D. F. Gilchrist.**

Mit 21 Figuren im Text.

---

## **Vorwort.**

Die vorliegende Arbeit wurde im zoologischen Laboratorium von Herrn Professor ARNOLD LANG in Zürich auf seine Anregung hin begonnen. Während sechs Monaten arbeitete ich dort daran, dann vier Monate lang an der zoologischen Station zu Neapel und beendete sie schließlich wieder in Zürich.

Die Arbeit giebt keine erschöpfende Darstellung der Pallealorgane der Tectibranchiaten. Bei den Cephalaspideen besonders fehlt viel daran. Ich hoffe eine ausführlichere Darstellung geben zu können, wenn ich einmal über reichlicheres und mannigfaltigeres Material verfügen werde.

Bei der Präparation wurden verschiedene Methoden versucht. Borax- und Alaunkarmin gaben die besten Resultate für gewöhnliche Schnitte. Für Isolierungen wurde eine Mischung von pikrinsaurem Ammoniak mit Pikrokarmin schließlich beibehalten und gab gute Resultate. Da Pikrokarmin auch ein wenig fixierend wirkt, konnte es, je nach der Natur des Gewebes, in verschiedenen Mengenverhältnissen angewandt werden. Es gab auch eine brauchbare Kernfärbung. Gold- und Silbermethoden wurden auch für Nervengewebe angewandt, aber mit geringem Erfolg. Methylenblau

wurde mit mäßigem Erfolg benutzt. Indessen drang die Farbe nicht durchweg ins Nervensystem ein, nicht bis zu Geweben, mit welchen sie nicht in direkter Berührung war. Die Methode, die ich schließlich wählte, war, das Nervensystem bloßzulegen und es in eine schwache Lösung von Methylenblau in Seewasser zu bringen. Die Färbung war unsicher und nicht gleichmäßig, doch aber wertvoll als bestätigende Probe.

Besonderen Dank schulde ich Herrn Professor ARNOLD LANG dafür, daß er mir den Gegenstand dieser Arbeit vorgeschlagen hat, sowie für seine stete Bereitwilligkeit, sein umfassendes Wissen mir zur Verfügung zu stellen. Auch Herrn Dr. KARL FIEDLER habe ich zu danken für das Interesse, das er an meiner Arbeit nahm. Ich bin auch der British association verpflichtet, deren Tisch ich in Neapel innehatte, wo ungewöhnlich günstige Gelegenheit zum Arbeiten und Sammeln geboten wurde.

---

### Correlation und Funktion der Pallealorgane der Tectibranchiata.

Der Gasteropodenkörper wird in drei Regionen eingeteilt, die man nach ihren charakteristischen Funktionen benennen kann. 1) Die Sinnes- oder Kopfregion, 2) die Lokomotions- oder Fußregion (der Fuß kann eine einfache Kriechsohle sein oder mehr oder weniger eingreifend modifiziert), 3) die Vital- oder Visceralregion, welche Kiemen, Visceralorgane und ihre verschiedenen Öffnungen umfaßt. Diese Einteilung dient übrigens nur zur Bequemlichkeit, Sinnesorgane können in der Visceralregion vorkommen oder Visceralorgane in der Sinnesregion.

Bei den Prosobranchiata wird die Visceralregion von einer Schale geschützt, in welche die beiden anderen Regionen zurückgezogen werden können. Daraus geht hervor, daß diese Teile in Bezug auf Größe und Form in einem gewissen konstanten Verhältnis zu einander stehen müssen. So kann der Fuß nicht zu einem vervollkommenen Lokomotionsorgan entwickelt werden. Und auch der Pallealkomplex zeigt aus demselben Grunde stereotyp eine ziemlich feststehende Form. Aber wenn diese Schale entbehrlich wird (bei den Opisthobranchiata) infolge des Auftretens anderer Verteidigungseinrichtungen, dann besteht eine fast unbe-



grenzte Variationsmöglichkeit in Bezug auf Form und Anordnung dieser Regionen, welche die Möglichkeit, neue Lebensweisen anzunehmen, bedingt. So kann das Tier, der schwerfälligen Schale entledigt, in Schlamm und Geröll (Umbrella) oder Sand (Oscanus) seine Nahrung suchen, oder es kann im Gewirr verflochtener Meerespflanzen umherkriechen (Aplysia), oder es kann sogar eine schwimmende Lebensweise ergreifen. Außer den Tectibranchiata bieten Nudibranchiata und Pteropoda ähnliche Beispiele.

Eine bloß vergleichende Betrachtung der Pallealorgane, wie sie bei verschiedenen Formen variieren, würde nutzlos sein, wenn nicht geradezu irreführend. Wir betrachten deshalb zunächst die Wechselbeziehung dieser Organe bei jeder einzelnen Form.

Bei den Prosobranchiata ist die Lebensweise, das Verhältnis der verschiedenen Körperregionen und das der Pallealorgane ziemlich konstant, eine Schilderung ist daher nicht so wesentlich; bei den Opisthobranchiata dagegen, bei denen der Pallealkomplex so mannigfaltig ist und durch Entwicklung von Parapodien modifiziert wird, ist es durchaus notwendig, nicht nur die allgemeine Anordnung der Pallealorgane und ihren histologischen Bau in Betracht zu ziehen, sondern auch die ganze äußere Körperform, soweit sie dazu in Beziehung steht und endlich die Lebensweise, soweit sie bekannt ist.

Bei diesem Verfahren können wir auch von Thatsachen Notiz nehmen, die auf allgemeine Fragen hinzielen, wie die Phylogenie der Opisthobranchiata, ihre Asymmetrie, das Verschwinden alter Organe, das Auftreten neuer etc.

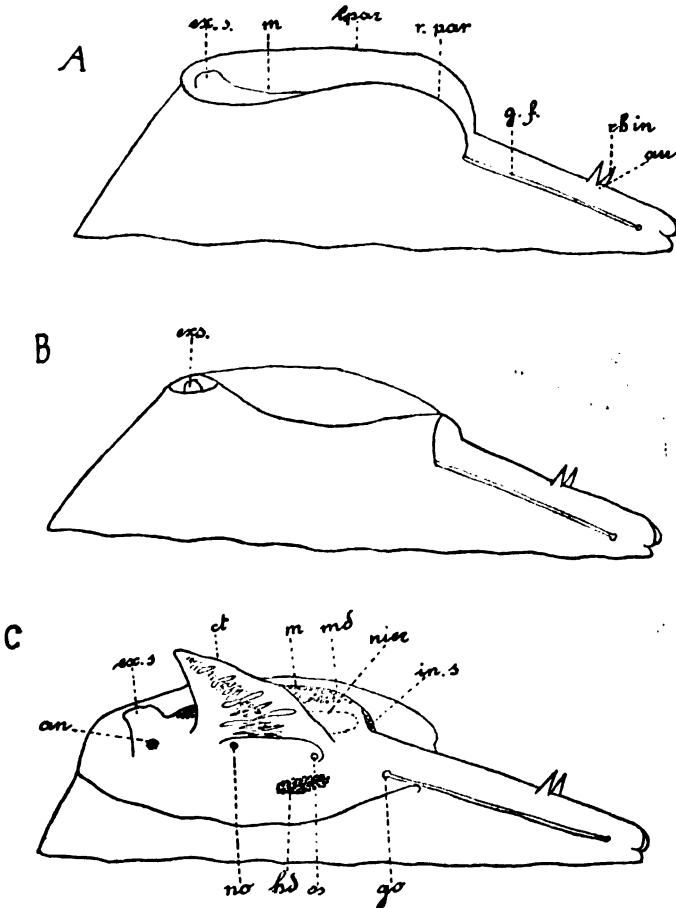
### **Aplysia depillans.**

Aplysia ist ein geeigneter Typus, von dem man ausgehen kann, um einen Überblick über die Tectibranchiata zu bekommen. Wie wir sehen werden, nimmt sie eine mittlere Stellung ein zwischen dem einen Extrem, welches den Prosobranchiaten nahe kommt und dem anderen, das sich den Nudibranchiaten nähert; daher kann sie als Grundform betrachtet werden, auf welche alle verschiedenen Modifikationen bezogen und durch welche sie verstanden werden können.

Die Litteratur, welche die Aplysiidae zum Gegenstand hat, findet man von ältester Zeit an in MAZZARELLI'S „Monografia delle Aplysiidae“ (1893). Über die Pallealorgane besonders enthält

diese Monographie das Neueste, während über die allgemeine Anordnung dieser Organe und den Mechanismus der Mantelhöhle noch nichts veröffentlicht ist, mit Ausnahme einer allgemeinen Beschreibung nebst Schema von LANKESTER (15).

Fig. 1.



Die Kopfregion ist wohl entwickelt und kann sehr weit vorgestreckt und wieder zurückgezogen werden. Sie ist mit wohlentwickelten vorderen Tentakeln versehen; man kann beobachten, wie das Tier mit denselben seine Nahrung untersucht. Die Rhinophora sind wohl entwickelt, sie liegen auf einer Erhebung des

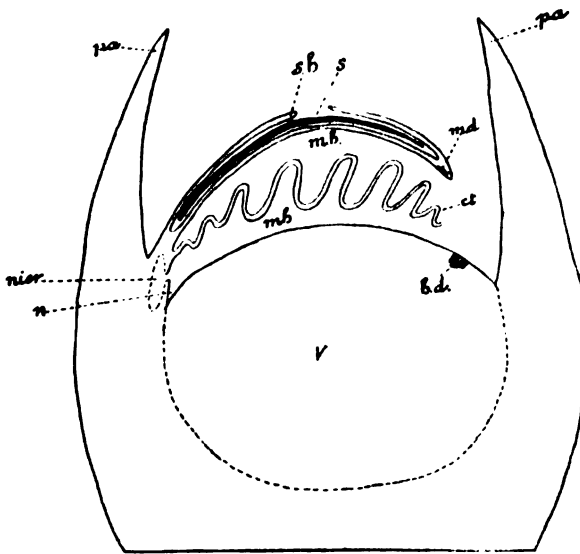
Körpers zwischen den vorderen Tentakeln und dem Beginn der Mantelregion.

Die Parapodialregion: Die Parapodien oder seitlichen Vorragungen des Fußes, Fig. 1, *l. par*, *r. par*, strecken sich an beiden Seiten des Körpers aufwärts, hinten scheinen sie zu verschmelzen und eine Art Wall zu bilden, der die Mantelregion umgiebt und nur vorn, wo das Wasser eintritt, fehlt. Diese Vereinigung der hinteren Parapodien könnte man für eine sekundäre Verschmelzung ansehen; aber wie wir sehen werden, ist das nicht zutreffend. Wenn das Tier ruht, sind die Parapodien über der Mantelregion zusammengefoldet und greifen übereinander; dann strömt das Wasser durch eine linke vordere Öffnung den Kiemen zu. Wenn man Karmin oder einen anderen Farbstoff in das durch diese Öffnung strömende Wasser bringt, sieht man, daß die Strömung sehr schwach ist — zweifellos wird sie durch die schwache Bewimperung der Kiemen hervorgerufen. Die Karminpartikel treten, in Schleimfäden gehüllt, über dem hinteren Wall der Parapodien hinten aus. Dies ist das normale Verhalten in gut durchlüftetem Wasser; aber zuweilen kam es auch in solchem Wasser vor und immer war es der Fall, wenn die Tiere einige Zeit lang ungenügende Wasserzufuhr erhielten, daß die Parapodien weit ausgebreitet wurden und die Kiemen voll entfaltet, so daß sie eine vorragende, halbmondförmige Lage einnahmen und sich dem Wasser gut darboten. Zuweilen bemerkte man auch in dieser Stellung ein langsames rhythmisches Heben und Senken des Mantels (*m*), das bessere Cirkulation des Wassers um die Kiemen veranlassen muß. Ich habe nie gesehen, daß das Tier seine Parapodien zum Schwimmen benutzt, wie seine größere Verwandte *Aplysia limacina*, oder daß es klappende Bewegungen ausführt, wie man sie bei derselben Form zuweilen beobachten kann, während der Körper ruht. Die einzige Thätigkeit, welche ich an den Parapodien wahrnahm, war, daß sie eine Art Röhre bildeten, besonders wenn sie übereinander gelegt waren und so den Wasserstrom über *Osphradium*, *Ctenidium* und Exkretionsöffnung leiteten. Die Parapodien sind nicht zu einem Spritzapparat verschmolzen, durch welchen das Tier rückwärts getrieben werden könnte, wie bei *Notarchus*, auch sind sie nicht voneinander getrennt, um zwei bewegliche Seitenklappen zu bilden, mittelst welcher es vorwärts schwimmen könnte wie *Aplysia limacina*.

Die Mantelregion ist fast ganz durch die aufwärts gerichteten Parapodien verdeckt, aber ihr hinterer Teil, der einen Exkretions-

sipho bildet, bleibt immer sichtbar. Der Mantel stellt eine Falte der Körperwand dar, wie das Fig. 2 *m* zeigt, ein schematischer

Fig. 2.



Querschnitt des Tieres. Wie man sieht, ist er zurückgeschlagen über die dünne membranöse Schale (*sh*), welche er absondert. Sein Zweck mag sein, die Kiemen zu beschützen; aber bemerkenswert ist auch seine Gestalt und Lage, die ihn in Stand setzt, einen Wasserstrom (durch Wimperbewegung der Kiemen erregt) 1) über ein Sinnesorgan zu leiten, 2) über ein Atmungsorgan, 3) über Exkretionsorgane (cf. Fig. 1 C). Zu diesem Zweck ist der vordere Teil des Mantels so gestaltet und so gerichtet, daß er mit dem rechten Parapodium eine nach vorn gewandte Öffnung bildet. Der mittlere Teil liegt am Rande dem Körper an, der hintere Teil ist in eine Art Röhre ausgezogen, mittelst welcher die Exkrete im Wasserstrom über den Grenzwall der hinteren Parapodien hinausgeführt werden (Fig. 1 *ex.s.*). So sehen wir, daß die Mantelhöhle hier hauptsächlich einen Durchgang darstellt, der in zwei Räume geteilt werden kann — einen vor den Ctenidien, in diesem befindet sich reines Wasser, und einen anderen hinter den Ctenidien, dort ist das Wasser durch die Respirations- und Exkretionsorgane verunreinigt. Die Teilungsebene geht durch

die Mitte der Ctenidia, wo die Atmung am lebhaftesten ist. Es wird gut sein, die Vorstellung einer Teilungsebene im Sinne zu behalten, da wir sehen werden, daß sie bei verschiedenen Formen die verschiedensten Lagen einnehmen kann, senkrecht oder parallel oder in einer mittleren Stellung zur Körperachse. Daraus sehen wir auch, daß mit Bezug auf den Wasserstrom die Reihenfolge der Pallealorgane ausnahmslos sein muß: 1) das Sinnesorgan, 2) das Respirationsorgan, 3) die Exkretionsorgane. Was geschieht, wenn keine Parapodien da sind und kein Mantel, die dem Wasserstrom die Richtung geben könnten, werden wir sehen.

### Morphologie und Lage der Pallealorgane.

Der Mantelraum erstreckt sich, wie man Fig. 2 *m.c.*, *m.r* ersieht, über die Oberfläche des Visceralkomplexes und nimmt die Kiemen fast ganz auf; doch sieht man dieselben ein wenig über den freien Rand des Mantels vorragen. Die Öffnung des Mantelraums ist nach rechts und vorwärts gerichtet. Er erstreckt sich auch unter die Kiemen und teilweise unter die Niere (Fig. 2 *n*). Der kleine innere Teil des Mantelraumes, welcher jenseits der Kiemen liegt, ist von Bedeutung. Bei den Prosobranchiata bildet er einen weiten Hohlraum, so daß dort die Kiemen gleichsam vom Dach herabhängen. Dann sieht man nicht nur, daß die Größe geringer wird, sondern der obere und der untere Teil lassen einen Verschmelzungsprozeß wahrnehmen, so daß die innerste Ecke des Raumes keilförmig wird und unregelmäßige Umrisse bekommt.

Der Mantel ist über die Schale geschlagen und bedeckt dieselbe mit Ausnahme eines kleinen Feldes in der Mitte (Fig. 2 *s*). Durch eine sphinkterartige Kontraktion des Mantels wird der das Mittelfeld umgebende Rand oft wie eine Papille aufgerichtet. Dieser Bau läßt sich, wie wir sehen werden, phylogenetisch erklären, er braucht nicht auf eine besondere Funktion hinzuweisen. An der Unterseite des freien Mantelrandes kommen eine Anzahl dicht zusammengedrängter einzelliger Drüsen vor, die eine ganz bestimmte Zone einnehmen (Fig. 1 *c*, *md* und Fig. 2 *md*). Sie kommen nur am Mantelrand vor und sind nach vorn und nach hinten zu stärker entwickelt als in seinem mittleren Teil.

Zwei Teile des Mantelrandes sind besonders modifiziert, nämlich der vordere Teil, wo bei den Prosobranchiaten der Einmündungssipho liegt. Bei *Aplysia* wird dieser Siphon nur durch einen schlaffen erweiterten Teil des Mantels dargestellt (Fig 1 C

ies), er ist nicht sehr in die Augen fallend, außer bei der Begattung, wo er als eine Art Kopulationsorgan dient und von dem Fuß einer anderen *Aplysia* erfaßt wird. In diesem Falle ist er weiter Ausdehnung fähig. Er ist zweifellos dem Siphon der Prosobranchier homolog und daher ein schönes Beispiel für Funktionswechsel. Der andere Teil des Mantels, der besonders betrachtet werden muß, ist der Ausströmungssiphon (Fig. 1 *ex. s*). Es ist eine wohlmarkierte aufwärts gerichtete Falte des hinteren Mantelendes, also desjenigen Teils des Mantels, welcher über dem After liegt und denselben fast ganz umgiebt. — Was die Schale anbetrifft (Fig. 2 *sh*), so haben wir zu bemerken, daß sie eingeschlossen liegt und daß sie membranös und halb verkalkt ist.

Das Osphradium (Fig. 1 C, *os*) ist eine kleine Grube oder ein Kerb in der Körperwand; zuweilen durch Pigmentablagerung leicht kenntlich, zuweilen schwerer zu sehen. Es wird vor den anderen Organen durch den eindringenden Wasserstrom beeinflusst, da es vor den Ctenidien liegt, an der Basis des abführenden Gefäßes. Doch liegt es nicht direkt im Wasserstrom, sondern in dem Winkel, der von dem zuführenden Gefäß und dem Boden des Mantelraumes gebildet wird, also rechts von den Ctenidien. Da alle Experimente mit Karmin zeigten, daß dies nicht die Stelle ist, welche dem Wasserstrom am meisten ausgesetzt ist, war es schwer, eine solche Lage anders zu erklären als durch irgend eine phylogenetische Ursache. Die Lage ist vielleicht ein neuer Beweis für die Abstammung dieser Form von einer Prosobranchiate. Bei diesen liegt das Osphradium nicht vorn in der Verlängerung der langen Achse der Kieme, sondern deren rechter Seite genähert. Bei *Aplysia* ist diese Lage beibehalten worden. Es ist um so weniger nötig, sie zu ändern, als das Osphradium von *Aplysia*, wie wir sehen werden, mehr oder weniger rudimentär ist, und seine Funktion, teilweise wenigstens, auf ein anderes Organ übergegangen ist. Dies kleine Detail der Lagerung ist bemerkenswert, auch weil eine verwandte Form (*Notarchus*) sich ganz anders verhält.

Wir verdanken SPENGEL eine Erklärung der besonderen Innervierung des Osphradiums, eine Erklärung, die helles Licht auf Lage und Natur des ganzen Pallealkomplexes wirft. Wie er zeigt, haben bei den Prosobranchiaten die Organe, die ursprünglich paarig waren und zu beiden Seiten des Körpers lagen, durch allgemeine Wanderung des Pallealkomplexes seitwärts und nach vorn ihre Plätze getauscht (in extremen Fällen). Das Resultat ist, daß

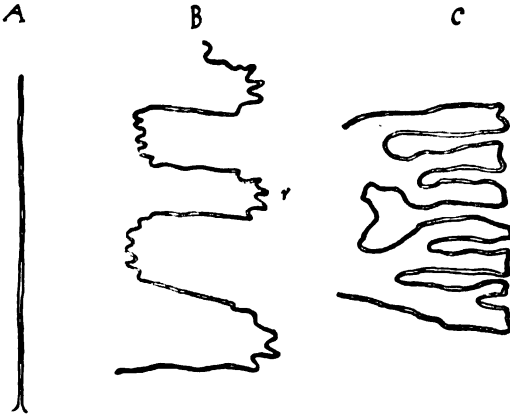
die Nerven, welche jedes Organ mit dem entsprechenden Pleuralganglion verbinden, sich kreuzen. Beweise für diesen Vorgang kann man auch in der Innervierung des Osphradiums bei *Aplysia* finden. Die Pleurovisceralkonnektive selbst kreuzen allerdings nicht (*Chiastoneurie*), aber die Kreuzung findet bei den Visceralganglien statt, welche in ihrer natürlichen Lage nicht sowohl neben als übereinander liegen, das rechte etwas über dem linken. Aber man muß sich daran erinnern, daß diese beiden Ganglien nicht gleichwertig sind. Vom rechten entspringt der Nerv für Kieme und Osphradium, vom linken zwei starke Nerven, ein genitaler und ein siphonaler. Das ursprünglich linke Visceralganglion, das die verloren gegangene Kieme nebst Osphradium versorgte, ist vermutlich verschwunden, wir haben also nur das rechte Visceral- und das Abdominalganglion, oder, wie man besser sagt, das rechte Parietal- und das Visceralganglion. Doch ist es möglich, daß der große Siphonalnerv, der aus dem Visceralganglion entspringt, dem Nerv der verlorenen Kieme homolog ist, daß also beide Ganglien echte Parietalganglien sind.

Wir haben hier einen wertvollen Hinweis, daß der ganze Pallealkomplex, mit dem wir zu thun haben, der ursprünglich rechte ist, daß der linke verschwunden ist. Vielleicht sehen wir auch, daß die Unterscheidung in „*Orthoneura*“ und „*Chiastoneura*“ nicht bestimmt und scharf ist, sondern von dem Grad der Drehung des Pallealkomplexes abhängt.

In allen Berichten über *Aplysia* ist die Morphologie der Kieme nicht deutlich erklärt. Sie ist allerdings ziemlich schwer zu verstehen. Die Kieme ist wie der Mantel eine Falte der Körperwand, aber so kompliziert, daß das Wesentliche leicht übersehen werden kann. Das kann einfach erläutert werden. Faßt man ein Stück der Körperwand des Mollusks zwischen Daumen und Zeigefinger, so hat man in der Mitte zwei Hautschichten, von denen wir annehmen wollen, daß sie einander nicht fest anliegen, und auf jeder Seite hat man eine rinnen- oder röhrenartige, überliegende Falte. Das ist im wesentlichen der Bau der Kieme bei *Aplysia*; die beiden Falten sind das zuführende, resp. das abführende Gefäß, welche miteinander kommunizieren durch den Raum zwischen den zusammengeschobenen Teilen der Haut. Diese sind nun bei *Aplysia* stark gefaltet und durch Stränge oder Trabekeln miteinander verbunden, die sich von einer Seite zur anderen erstrecken. Eine lakunare (nicht kapillare) Verbindung wird so zwischen dem zuführenden und dem abführenden Gefäß hergestellt

und es ist klar, daß durch Faltung dieses Teiles die respiratorische Oberfläche vergrößert wird. Ein Querschnitt der oben beschriebenen einfachen Falte würde sich darstellen wie Fig. 3 A; Fig. B ist eine kompliziertere Form, während Fig. C einen wirklichen Querschnitt der Kieme in der Region *r* in B zeigt.

Fig. 3.



Die Kieme wird ferner dadurch kompliziert, daß die arteriellen Gefäße, die in ein gemeinsames abführendes Gefäß münden, stark verkürzt sind, so daß sie vollständig verborgen bleiben, wenn man die Oberfläche betrachtet. Die hintere, venöse Region der Kieme ist dann allein sichtbar. Der Zweck oder wenigstens das Resultat dieser Verkürzung ist, die Region, wo die Atmung am lebhaftesten ist, dem Wasserstrom recht darzubieten. Bei anderen Formen werden wir die umgekehrte Anordnung finden; sie hat dort anderen Bedingungen zu entsprechen.

Nach dem Bau der Kieme wollen wir den Cirkulationsmodus des Wassers betrachten. Er kann demonstriert werden, indem man Karmin oder einen anderen Farbstoff hineinbringt. Man sieht, wie der eintretende Strom sich über das abführende Gefäß verbreitet und sich teilt. Ein Teil geht zur oberen Seite, einer zur unteren; der letztere kommt am Osphradium vorüber. Die Strömung geht also in der Richtung der langen Achse der Kieme, nicht quer zu derselben wie bei den Prosobranchiaten. Das Wasser wird schnell zwischen die respiratorischen Falten eingezogen. Über der Kieme giebt es keine Strömung.



Die Lage der Kieme: Ihre lange Achse (d. i. die Achse vom zuführenden zum abführenden Gefäß) ist der Körperachse nicht genau parallel, sie wird mit hineingezogen in die allgemeine Drehung des Mantelraumes. Der Grad von Drehung, wie ihn die Kieme zeigt, gestattet übrigens durchaus keinen Schluß auf die allgemeine Drehung des Mantelraumes, eher auf Beschaffenheit und Ausdehnung desselben, wie wir bei anderen Formen sehen werden.

Die Nierenöffnung (Fig. 1 C, *n. o* und Fig. 2 *n*) liegt an der Hinterseite des unter der Kieme gelegenen Teils des Mantelraumes und natürlich hinter der Teilungsebene, welche durch die Kieme geht. Es ist eine einfache Öffnung in der dünnen membranösen Haut, sie zeigt keine Papille und keine Tendenz zur Bildung eines Nierenganges. Ihre Lage und die Lage der Niere ist von CUNNINGHAM (6) genau beschrieben worden.

Die Lage der Afters (Fig. 1 C, *an*) ist insofern interessant, als er von allen Pallealorganen am meisten die Tendenz zeigt, sich nach rückwärts zu verschieben. Form und Lage der Parapodien bedingen, daß der Strom des Wassers und der Exkrete sich nach hinten richten muß. Sie können nicht nach vorn oder nach der Seite hinausgeschafft werden wie bei den Prosobranchiata. Daher verschiebt sich der After rückwärts der Mittellinie zu. Er erreicht dieselbe nicht; aber der Mantel ist auch in demselben Sinne modifiziert, er bildet eine Rinne (*ex. s.*), durch welche der Strom der Exkrete aufwärts und zur Mittellinie geführt wird, von wo sie über den Wall der Parapodien nach hinten gelangen können. After und Exkretionssipho sind Faktoren, deren Tendenz es ist, den ganzen Pallealkomplex nach hinten zu ziehen.

Die Lage der Geschlechtsöffnung (Fig. 1 C, *g. o*) ist dicht unter dem Vorderrande des Mantels, unmittelbar rechts von jenem früher erwähnten schlaffen Vorsprung der Haut, der vorn vom Mantel gebildet wird. Man könnte deshalb denken, daß die Lage in direkter Beziehung zum Mantel steht, aber das ist, wie andere Formen zeigen, nicht der Fall. Diese Lage ist durchaus beständig bei allen Species. Eine bemerkenswerte Thatsache ist, daß das männliche Kopulationsorgan weit nach vorn gegen die Kopfregion hin verschoben ist; der Spermaström wird durch eine lange Wimperrinne dorthingeführt (Fig. 1 A, *g. f*).

Das letzte besondere Organ des Pallealraums endlich ist die Hypobranchialdrüse. Wie man in Fig. 1 (C, *h. d*) sieht, liegt sie hinter der Geschlechtsöffnung und rechts davon. Diese Lage kann

man schwer anders erklären als durch die Annahme, daß die Drüse in irgend welcher Beziehung zu Geschlechtsvorgängen steht. Sie ist oft als „Giftdrüse“ oder Verteidigungsorgan betrachtet worden; die Lage wenigstens scheint nicht darauf hinzuweisen.

#### Allgemeine Schlüsse die Lagerungsverhältnisse betreffend.

Das Osphradium muß liegen: 1) vor den Exkretions- und Respirationsorganen, 2) direkt im Strom des eintretenden Wassers. (Bei *Aplysia* ist letzteres aus den angeführten Gründen modifiziert). Da diese beiden Bedingungen durch die allgemeine Anordnung des Mantels und der Parapodien bestimmt werden, wird die Lage des Osphradiums augenscheinlich durch dieselben Faktoren bestimmt. Die Lage der Kieme wird auch durch äußere Faktoren bestimmt, nämlich durch den Wasserstrom und durch den allgemeinen Charakter des Mantelraumes. Die Nephridialöffnung muß, wie gesagt, in der Abteilung hinter der Teilungsebene liegen; der Bedingung genügt sie, weiter keiner. Sie zeigt keine Tendenz, in eine bessere Lage auszuwandern. Der After hingegen zeigt eine Tendenz zu unabhängiger Wanderung; vermutlich nicht, weil er mit einem muskulösen Rectum versehen ist und in enger Verbindung mit der Körperwand steht, sondern weil er vom hinteren Ende des Mantels mitgeführt, von diesem zum Teil umgeben wird und so inmitten eines muskulösen Ausströmungssipho liegt.

Die Lage des Mantels wird durch zwei Faktoren bestimmt. 1) Vorn muß eine Öffnung zwischen Mantel und Parapodium freibleiben als Einströmungssipho. Sie ist übrigens nicht gut entwickelt. 2) Hinten wird er nach oben und hinten und gegen die Mittellinie zu gezogen als wohlentwickelter Ausströmungssipho. So scheinen die beiden Faktoren in verschiedenem Sinne auf den Mantel einzuwirken: der eine sucht ihn vorwärts, der andere ihn rückwärts zu ziehen. Das wird vielleicht durch das Verhalten einiger Prosobranchiaten bestätigt, wo die Sache umgekehrt ist: der Einströmungssipho gut entwickelt ist, der Ausströmungssipho nicht. Dort überwiegt die Tendenz nach vorn, und wir finden in der That den Mantel viel weiter nach vorn gezogen als bei *Aplysia*.

#### Histologie und Physiologie der Organe.

Der Mantel: BLOCHMANN (2) hat die eigentümlichen einzelligen Drüsen unter dem Mantelrand bei *Aplysia* beschrieben, und MAZZARELLI (16) giebt in seiner Monographie einen ausführlichen

Bericht über den Mantel. Es ist unnötig, hier auf Einzelheiten einzugehen, die für die Vergleichung keine Bedeutung haben.

Der Mantel ist, wie im Kapitel über Morphologie erwähnt wurde, gleich den Kiemen eine Falte der Körperwand. Diese Falte besteht aus einem einschichtigen Epithel, dessen Zellen durchweg klein und pigmentiert sind. Größere Wimperzellen und kleine Drüsenzellen („Becherzellen“) kommen hie und da zwischen diesen vor. Außerdem giebt es noch zwei abweichende Zellformen: 1) Die Zellen unmittelbar unter dem Schalenrande. Dies sind verhältnismäßig große, deutlich begrenzte Zellen, von deren äußerem Rande die Schale abgesondert wird. Ihr Protoplasma ist durchsichtig und unpigmentiert. Sie sind am deutlichsten gerade am Rande der Schale und verlieren ihren eigentümlichen Charakter nach der Mitte zu. 2) Große, einzellige, drüsige Elemente kommen unter dem freien Rande des Mantels vor. Sie zeigen alle Zwischenstufen von einem Stadium, in welchem sie fast ganz mit Protoplasma gefüllt sind und nur einen Tropfen Flüssigkeit enthalten, bis zu einem anderen, in welchem Protoplasma und Kern nur einen kleinen Teil der Zelle einnehmen und der übrige mit secernierter Flüssigkeit gefüllt ist. Das Ganze ist von einer Hülle von Muskel- und Bindegewebe umgeben. Im letzten Stadium ihrer Lebensgeschichte bleibt nur diese Hülle zusammengeschrumpft übrig, Protoplasma und Sekretion sind verschwunden und der Kern ist einem Auflösungsprozeß anheimgefallen.

Zwischen den Epithelschichten finden sich wie in den Kiemen Konnektivelemente, die beide verbinden; das Ganze bildet einen Lakunenraum, der in Zusammenhang mit dem allgemeinen Blutsystem steht. Muskelemente sind auch vorhanden. Mit den Kiemen verglichen, ist das Binde- und Muskelgewebe viel höher entwickelt.

Die Funktionen des Mantels und der Schale, welche ein organischer Teil desselben ist, sind: Schutz der Kiemen und Leitung eines Wasserstroms; ferner: Beherbergung von Drüsen.

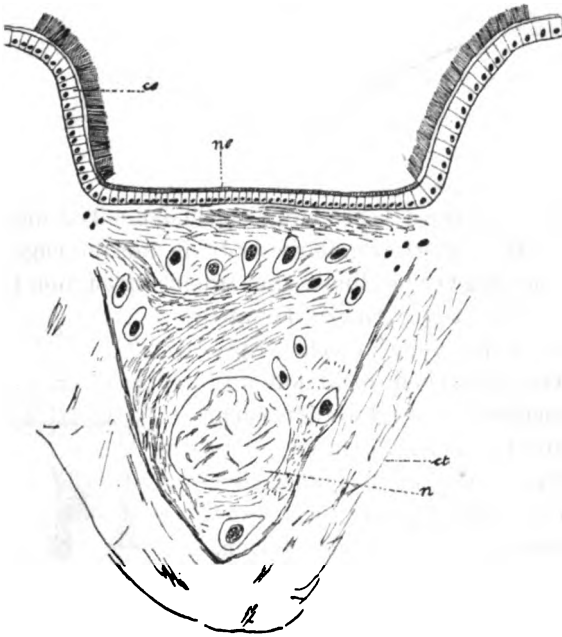
Das Osphradium: SPENGEL (20), VOYSSIÈRE (21), BERNARD (1) haben über dies Organ geschrieben, nur MAZZARELLI (16) hat seinem histologischen Bau bei *Aplysia* besondere Aufmerksamkeit geschenkt.

Einzig von allen Sinnesorganen zeigt es keine deutliche Verbindung mit den Cerebralganglien, aber PELSENER (18) hat gefunden, daß bei *Pholas* eine solche Nervenverbindung existiert. Bei *Aplysia* zeigen Schnitte durch die Pleural- und Cerebral-

ganglien, die in der gewöhnlichen Weise hergestellt und gefärbt sind, ein Gebilde, das ein Faserbündel zu sein scheint; dasselbe verläuft über die Visceralganglien zu den Cerebralganglien. Mit Methylenblau gefärbt, erwiesen sich aber die Fasern als bindegewebiger Natur; sie zeigten nicht das perlschnurartige Aussehen, das Nervenfasern haben, wenn sie in lebendem Zustand mit diesem Farbstoff gefärbt wurden. Trotzdem zweifle ich nicht, daß PELSENER's Beobachtung richtig war.

Es muß erwähnt werden, daß die Nerven des Pleurovisceral-konnektivs einen anderen Charakter haben wie ihre Fortsetzung, der Nerv des Osphradiums und der Genitalnerv; sie sind mit einer deutlichen Scheide versehen, während die letzteren keine Scheide haben. Die Bedeutung dieser Thatsache ist nicht bekannt. Das Ganglion des Osphradiums (Fig. 4) unter dem Epithel hat

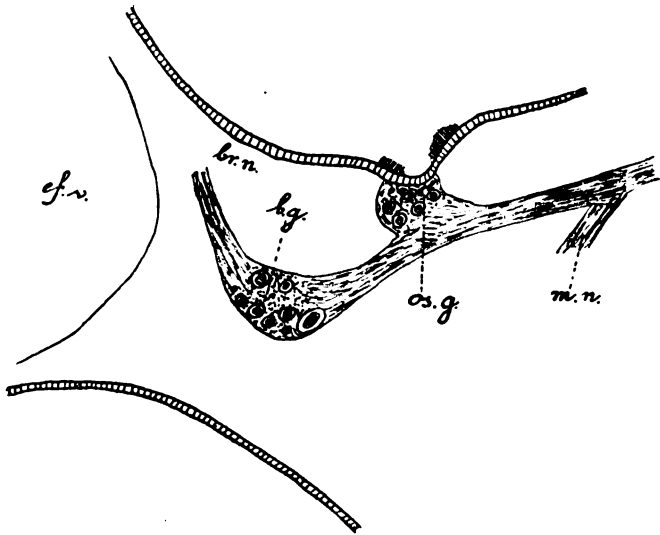
Fig. 4.



den für die Opisthobranchiata so charakteristischen Bau — es ist eine Ansammlung von Zellen verschiedener Größe über und um den Branchialnerv, einige davon sind außerordentlich groß —, das Ganze wird von einer zähen Hülle von Bindegewebe umgeben (Fig. 4 ct), diese ist so dicht, daß die Dissociation schwierig

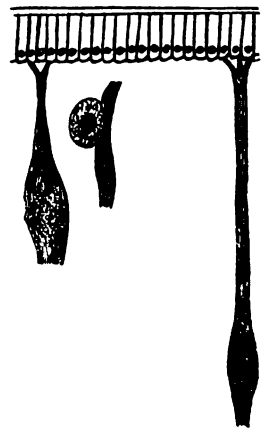
wird. In wohl gelungenen Isolierungspräparaten zeigte sich, daß die Ganglienzellen größtenteils unipolar sind. Später werden Gründe angeführt werden, weshalb man das Osphradium als späteren Ursprungs wie die Kiemen zu betrachten hat, und das Ganglion des

Fig. 5.



Osphradiums als einen besonders ausgebildeten Teil des Branchialganglions. Es ist lehrreich, an dieser Stelle auf die enge Beziehung des Ganglions des Osphradiums zum Branchialganglion hinzuweisen (Fig. 5 *os.g.* und *b.g.*). Genau konnte die Art der Verbindung zwischen Epithel und Ganglienzellen nicht mit absoluter Sicherheit dargelegt werden, nach (zweifelhaften) GOLGI-Präparaten schienen die Fortsätze der Ganglienzellen sich unter den Epithelzellen auszubreiten und zwischen ihnen aufzusteigen. Schnitte, die auf die gewöhnliche Art gefärbt und geschnitten waren, schienen auch darauf hinzudeuten (Fig. 6).

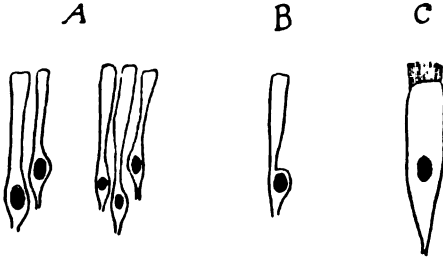
Fig. 6.



Was das Epithel anbetrifft, das das Ganglion bedeckt, so besteht es aus deutlichen Zellen, die kleiner sind als die des umgebenden Epithels (cf. Fig. 4). Sie sind über dem Ganglion zusammen-

gedrängt; die Konzentration bewirkt eine Verlängerung der Zellen, die größtenteils Cylindergestalt annehmen (Fig. 7 A). Der Kern wird indessen niemals oder nur in sehr geringem Grade durch den seitlichen Druck modifiziert. So nimmt er die ganze

Fig. 7.



Breite der Zelle ein. Isolierung zeigte die Anwesenheit mehrerer modifizierter Zellen von der in Fig. 7 B dargestellten Form. Sie waren nicht zahlreich. Obwohl der Kern nicht eigentlich zusammenge-drückt war, war er doch in verschiedenen

Richtungen verschoben. Das Epithel kann, obgleich es am Grunde einer Grube liegt, im lebenden Zustand beobachtet werden, wenn man es zweckmäßig zurechtschneidet. Der centrale Teil (d. i. das Epithel, welches unmittelbar über dem Ganglion liegt) wird von dem umgebenden Epithel durch einen Kreis von gelbem Pigment geschieden; derselbe fehlt aber oft. Dies Epithel innerhalb des pigmentierten Kreises zeigt an der Oberfläche eine dichte Mosaik kleiner Zellen, die gänzlich der Cilien entbehren. Unmittelbar außerhalb des Kreises indessen ist das Epithel mit deutlichen, kräftigen Cilien versehen, die durch ihre lebhafte Bewegung einen verhältnismäßig starken Wasserstrom erhalten. In Schnitten wies dies Epithel über dem Ganglion keine Cilien auf (neurales Epithel Fig. 4 n.e); aber es besaß eine Cuticula, die Streifung zeigte. Die neuralen Zellen unterscheiden sich scharf von dem umgebenden Wimperepithel (c.e); sie gehen ganz plötzlich ohne Übergangsformen in dasselbe über. Ich fand zwar ein vermittelndes Gewebe, welches dem ähnlich war, das SPENGLER beim Osphradium von Pterotrachea beschrieben und abgebildet hat, aber das war das Resultat schiefer Schnittführung. Die Zellen des umgebenden Wimperepithels (Fig. 7 C) sind größer, enthalten gröberes Protoplasma, ihr Kern färbt sich nicht so leicht und ist im Verhältnis zur Größe der Zelle kleiner als bei den neuralen Zellen. Sie sind mit deutlichen Cilien versehen, welche die Cuticula durchbohren.

MAZZARELLI hat diese Zellen nicht bewimpert gefunden und die von mir Neuralzellen genannten bewimpert. In diesem und in

anderen Punkten weichen meine Beobachtungen gänzlich von den seinen ab. Ich war daher um so sorgfältiger und bestätigte sie durch öftere Wiederholung und durch zahlreiche Schnitte.

### Die Funktion des Osphradiums.

Der allgemeine Anschein eines wohlentwickelten Osphradiums ist sehr ähnlich dem der Kieme und man nahm anfangs an, daß es eine ähnliche Funktion hätte, es wurde sogar „falsche Kieme“ genannt. Jetzt giebt man indessen allgemein zu, daß es ein Sinnesorgan ist. Es hat alle Charakteristika eines solchen: enge Verbindung mit einem Neuralepithel und Versorgung durch ein besonderes Ganglion. Als das Organ bei *Limnaeus* entdeckt wurde, vermutete man, seine Funktion sei, das Tier, wenn es an die Oberfläche des Wassers käme, auf das Lufteinnehmen aufmerksam zu machen (SIMROTH). Seine Homologie mit dem gleichen Organ bei *Aplysia* macht das unwahrscheinlich. Wir können nur schließen, daß seine Funktion sein muß, auf Sinnesreize im Wasser zu reagieren. Daher hat SPENGEL es als Geruchsorgan bezeichnet; aber dies weist nicht hin oder sollte nicht hinweisen auf eine Funktion, die mit der des Geruchsorgans luftatmender Tiere identisch wäre; denn es ist wohlbekannt, daß auf Geruchsreize im Wasser von dem Riechepithel luftatmender Tiere nicht reagiert wird. Dies ist bei einigen physiologischen Experimenten mit den Rhinophoren in Wasser lebender Mollusken übersehen worden (vid. 9). In dieser Hinsicht führt der Name „Geruchsorgan“ irre; wie denn z. B. ein neuerer Autor sagt, indem er von seiner Funktion spricht: man könne noch nicht als feststehend ansehen, daß es ein Geruchsorgan sei. Der Name ist hingegen passend, insofern er auf ein Sinnesorgan hinweist, welches auf Reize im umgebenden Medium reagiert. Insoweit steht seine Funktion fest. Aber aus seiner Lage und aus der Thatsache, daß es bei einigen Formen bereits wohlentwickelte Geruchsorgane (Rhinophora) in der Kopfregion giebt, hat man geschlossen, daß es kein gewöhnliches Geruchsorgan ist, sondern daß es eine spezielle Funktion hat; und aus der Thatsache, daß es immer (einige Pteropoden machen eine Ausnahme) in enger Beziehung zu den Kiemen steht, hat man vermutet, daß es dem speciellen Zweck dient, das Atemwasser zu prüfen. SPENGEL (20) und LANKESTER (15) schließen, daß das so sei. Andererseits behaupten LACAZE-DUTHIERS und Andere, daß es nicht bewiesen sei. So liegt die Sache.

Ich werde einen Erklärungsversuch zu geben wagen, welcher mir allen diesen Thatsachen Rechnung zu tragen scheint; doch kann dies erst nach einer vergleichenden Untersuchung des Organes bei verschiedenen Formen geschehen.

### Die Histologie der Kieme.

Die zelligen Elemente der Kieme sind mit Vorteil nach Dissociierung zu studieren. Ich erhielt ein gutes Präparat nach 24-stündiger Behandlung mit  $\frac{1}{2000}$ -prozentigem pikrinsaurem Ammoniak und  $\frac{1}{2}$ -prozentigem Pikrokarmín. Die Zellen variieren zwischen schmalen Formen mit klarem Protoplasma und spitz auslaufenden Fortsätzen, mit tief gelegenem, im Verhältnis zur Zelle großem Kern, und größeren Formen mit central gelegenem Kern und mehr körnigem Protoplasma. Die Extreme verhalten sich der Größe nach wie 1 zu 20. Übergangsformen kommen reichlich vor. Der Zellfortsatz, der in ihnen weniger ausgeprägt ist, zeigt helle, stark lichtbrechende Flecke, die zuweilen so groß sind wie der Kern, in dessen Nähe sie liegen. Nach Isolierungspräparaten des Osphradiumepithels zu schließen, weisen diese Eigentümlichkeiten auf sensorielle Natur hin. Außer einigen kleinen Zellen mit eiförmigem Kern findet man große, stark bewimperte Zellen, sie sind aber nicht zahlreich. Die Cilien bilden einen dichten Büschel; man kann sehen, daß sie durch die Cuticula treten. Das Protoplasma dieser Zellen ist ziemlich grob granuliert.

Die beiden Epithelschichten, aus welchen die Kieme besteht, sind durch isolierte Fasern verbunden, welche von einer Seite zur anderen gehen. In keinem Falle sah ich sie in direkte Berührung treten, wie es MAZZARELLI darstellt.

Die Funktion der Kieme ist zweifellos hauptsächlich eine respiratorische, aber nach einigen Beobachtungen scheint es, als ob ihr auch eine andere wichtige Funktion obläge, nämlich: das Blut zum Herzen zu treiben. Dies wird bei vielen Vertebraten bekanntlich durch eine Art Sangvorrichtung erreicht; aber der Bau des Herzens und die Natur des umgebenden Gewebes macht es unwahrscheinlich, daß das hier der Fall sein könnte (vergleiche die zu diesem Zweck dienende Vorrichtung bei den Cephalopoden: spezielle „Kiemenherzen“). Die folgenden Details sind nicht bei *Aplysia* beobachtet worden, sondern bei der leichter zu untersuchenden Kieme von *Notarchus*. Eine Art anscheinend peristaltischer Kontraktion trat im zuführenden Gefäß auf, setzte sich zur Mitte der Lamelle (Centrum der Kieme) fort und darüber



hinaus in das abführende Gefäß. Klappen fand ich nirgends im Verlauf der Kieme, aber diese allgemeine Anordnung wirkt als bewegende Kraft und als Klappe; die Kontraktion des zuführenden Gefäßes treibt Blut durch die Kieme zum abführenden Gefäß; die Kontraktion des abführenden Gefäßes treibt es weiter zum Herzen, da es durch die kräftige Kontraktion des mittleren Teiles der Kieme am Zurückströmen gehindert wird. Die Kontraktion der Kieme wird zweifellos durch die Muskelfasern zwischen den Lamellen zustande gebracht. Ich muß zufügen, daß diese Erscheinungen mit befriedigender Klarheit nur bei einer Form — *Notarchus* — beobachtet werden konnten. Zweifellos waren Einrichtungen, die getroffen wurden, um die Kieme recht zu exponieren, die Ursache der unregelmäßigen, krampfhaften Kontraktion, die man gewöhnlich sieht.

Diese Funktion mag erklären, warum bei *Aplysia* die Kieme voll entwickelt erhalten blieb, obwohl die allgemeine Körperoberfläche zur Atmung so gut geeignet ist. Besonders wirkt dies Licht auf den Fall von *Aplysia limacina*, bei welcher die Parapodien als Respirationsorgane funktionieren, während die Kieme selbst, obgleich sie ihre normale Größe beibehält, dem Zweck der Atmung nicht gut angepaßt ist (siehe bei *A. limacina*). Es wäre außerordentlich interessant zu wissen, ob irgend eine besondere Einrichtung zu diesem Zweck bei den kiemenlosen Nudibranchiaten existiert.

Die Hypobranchialdrüse von *A. depilans* unterscheidet sich nicht sehr von der Drüsenansammlung des Mantels, nur ist sie konzentrierter und scharf von dem umgebenden Epithel gesondert; auch sind die Drüsenzellen größer und das Ganze ist in ein Netzwerk von Muskel- und Bindegewebe eingeschlossen. Sie wird von der Aorta aus durch ein Gefäß mit Blut wohl versehen. In Isolierungspräparaten sieht man Wimperzellen und Sinneszellen. Die Drüsenzellen öffnen sich zur Oberfläche, jede mit einer besonderen Öffnung. Das Sekret riecht stark, schmeckt nicht entschieden unangenehm; auf Reiz hin wird es reichlich abgesondert.

Die ursprüngliche Funktion besonderer Drüsen der Mantelhöhle scheint die Entfernung fremder Reizstoffe aus Kieme und Mantelhöhle zu sein. Daß dies wenigstens thatsächlich geschieht, kann man demonstrieren, indem man Karminpartikelchen in das in die Höhle strömende Wasser bringt. Man beobachtet, daß sie, durch schleimige Fäden verbunden, zum Exkretionssipho hinausgeschafft werden. Diese Funktion schließt natürlich andere nicht

aus, leitet vielmehr aus phylogenetischen Betrachtungen darauf hin. Die ausgesprochene Lokalisierung von Drüsenzellen in der Hypobranchialdrüse weist auf eine speziellere Funktion. Ihre nahe Beziehung zur Geschlechtsöffnung scheint anzudeuten, daß sie eine sexuelle Funktion hat, die vielleicht mit der der Analdrüse einiger Vertebraten verglichen werden kann. Das schließt nicht die Möglichkeit aus, daß sie in ein Verteidigungsorgan umgewandelt ist, wie die Analdrüsen anderer Vertebraten. Aber die einzige Tatsache, welche das zu bestätigen scheint, ist die auf Reiz erfolgende reichliche Schleimabsonderung. Zieht man die Natur der Drüse und andere mögliche Funktionen in Betracht, so erscheint dies durchaus nicht als überzeugender Beweis. Die einzige weitere Tatsache, die auch darauf hindeutet, lieferte folgender Versuch: Eine *Aplysia* wurde von einem *Octopus* ergriffen und umschlungen, aber nach der Zeit, die gewöhnlich bis zum Eintritt der Reaktion der Drüse verläuft, wurde das Tier wieder ausgeworfen. Aber auch Teile einer *Aplysia* (Parapodien) wurden ausgeworfen. Im ganzen kann die Frage noch nicht als entschieden betrachtet werden, obwohl dies gewöhnlich geschieht.

#### Allgemeiner Rückblick auf die Histologie.

Die zelligen Elemente von *Aplysia* sind nicht stark spezialisiert. Die Becherzellen sind von den gewöhnlichen Epithelzellen wenig verschieden und die größeren Drüsenzellen des Mantels und der Hypobranchialdrüse sind nur stark differenzierte Becherzellen. Die Wimperzellen zeigen gar keine besondere Entwicklung. Die Sinneszellen weichen nicht in auffallender Weise ab. Übrigens findet MAZZARELLI (16) mehr spezialisierte Zellen in den Rhinophora. — Die gewöhnlichen Eigenschaften der untersuchten Sinneszellen waren: geringe Größe, klares Protoplasma und perlähnliche Auswüchse. Eine Prüfung vom Standpunkt der Funktion aus zeigt gleichfalls mangelnde Differenzierung (cf. Pleurobranchia).

#### Schlußfolgerungen.

Wir haben gesehen, daß die ganze Anordnung des Pallealkomplexes und seine Innervierung nur verständlich werden, wenn man sie mit den Verhältnissen bei den Prosobranchiaten vergleicht. Sie können mehr oder weniger befriedigend erklärt werden, wenn man voraussetzt, daß die Form, die wir betrachtet haben, von einem Prosobranchiaten abstammt, welcher keine wohl-

entwickelte Schale mehr brauchte, da er einen neuen Verteidigungsmodus erworben hatte. Die Beweise dafür fassen wir zusammen:

1) Beweis für eine Umkehrung des Drehungsprozesses: der halb-chiastoneure Zustand der Pleurovisceralkonnektive, die Lage des Mantelraums und seiner Organe.

2) Besonderheiten des Baus, die nur durch solche Abstammung erklärt werden können: Nutzlos gewordene Teile des Mantelraums schließen sich. Lage des Osphradiums; seine rudimentäre Beschaffenheit; Bau der Schale.

3) Neuer Verteidigungsmodus: Nichteßbarkeit (experimentell bewiesen).

Nun wir einen typischen Tectibranchiaten im Detail untersucht haben, sind wir in der Lage, die verschiedenen vorkommenden Modifikationen zu verstehen und sogleich ihre Bedeutung einzusehen. Wir finden eine Reihe, die zu den extrem modifizierten Nudibranchiaten führt; oder, wenn wir in entgegengesetzter Richtung vorgehen, finden wir eine zu den Prosobranchiaten führende Reihe. Es wäre indessen falsch, wenn wir die verschiedenen Formen als Stufen eines Entwicklungsganges betrachten wollten, in welchem z. B. *Bulla* hinter *Aplysia* zurückgeblieben wäre, und *Aplysia* hinter *Doris*. Alle haben eine gleich lange phylogenetische Geschichte, aber sie sind verschiedener Lebensweise angepaßt. Anstatt also zu versuchen, aus den Formen eine in der einen oder der anderen Richtung verlaufende Reihe zu bilden, ziehen wir vor, sie um die als Grundform gewählte zu gruppieren. So bekommen wir eine richtigere Vorstellung, wenn dieselbe auch vielleicht schwerer zu erfassen ist.

### *Aplysia punctata.*

Wir wenden uns jetzt zu einer Form, die so nahe mit *Aplysia depilans* verwandt ist, daß man geschwankt hat, wie sie zu klassifizieren sei: nämlich *Aplysia punctata* [conf. BLOCHMANN, (2), über die Klassifikation auch MAZZARELLI (16)].

Außere Unterschiede sieht man kaum, aber die Art kann rasch bestimmt werden, indem man die untere Seite des Mantels reizt. Bei *Aplysia punctata* sondern dann die Drüsen reichlich eine tief-purpurne Flüssigkeit ab; bei *Aplysia depilans* ist die Flüssigkeit weiß.

Man hat etwas übereilt als feststehend angesehen, daß die Purpurfarbe der durch die Manteldrüsen abgesonderten Flüssigkeit

den Zweck habe, das Tier unsichtbar zu machen, oder seine Flucht vor einem Feinde zu verbergen. Die Gründe für diesen Schluß sind nicht ausreichend; dagegen aber muß man die Thatsache anführen, daß erst, nachdem das Tier gefangen und rauh angepackt worden ist, die Flüssigkeit nach einiger Zeit ausgeströmt wird. Wenn es auch nötig sein mag, eine Ursache zu finden, so ist es nicht nötig, für jede auffallende Modifikation eine Funktion zu finden. Die Entstehung neuer Organe verlangt solche funktionslosen Modifikationen.

Ein anderes Unterscheidungsmerkmal ist die deutliche Sondernung der beiden Parietalganglien, welche bei *Aplysia depilans* verschmolzen sind. Die Hypobranchialdrüse hebt sich auch besser ab; das ganze Drüsenepithel ist unter die Oberfläche gesunken; es bleibt eine gemeinsame Exkretionsöffnung.

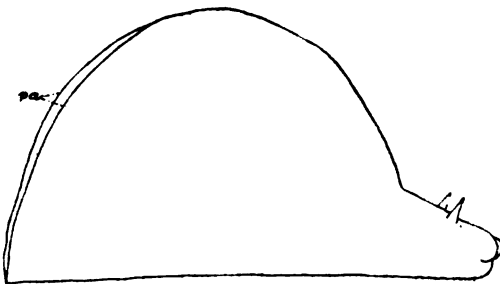
Über das Vorhandensein eines Branchialganglions sind die Ansichten verschieden. VAYSSIÈRE (21) beschreibt ein Branchial- und ein Osphradialganglion. MAZZARELLI (16) bezweifelt die Existenz des ersteren. Ich fand in Schnitten beide Ganglien gerade wie bei *Aplysia depilans*. Vielleicht hat MAZZARELLI ein abnormes Exemplar ohne Branchialganglion gehabt.

### *Aplysia limacina*.

Wenn wir noch die allgemeinen Merkmale von *Aplysia depilans* und nichts wesentlich Neues im Sinne haben, fällt uns eine ausgesprochene Spezialisierung auf. Sie gilt einer bewegteren Lebensweise. Das Tier schwimmt und kriecht furchtlos umher; es zuckt nicht zusammen wie *A. depilans* oder *A. punctata*, wenn man es berührt. Der Körper ist mehrmal größer als eine gewöhnliche *A. depilans*. Er ist äußerst plastisch und biegsam und vermag durch eine sehr enge Öffnung zu kriechen. Die Farbe ist tief dunkel purpurn.

Die Kopfregion (vid. Fig. 8) kann nicht zurückgezogen werden

Fig. 8.



wie bei *A. depilans*, aber die vorderen und die hinteren Tentakel sind besser entwickelt. Die Region der Parapodien ist äußerst wohlentwickelt; die Parapodien bilden große, dehnbare Klappen, die sich hinten nicht vereinigen wie bei *A. depilans*, sondern bis zu ihrem äußersten Hinterende frei bleiben. So werden zwei biegsame Seitenflügel gebildet, mittelst welcher das Tier schwimmen kann und zwar sehr gut schwimmen. Die Bewegung ist einigermaßen ähnlich wie bei *Loligo*. Doch habe ich nicht gesehen, daß *A. limacina* wie *Loligo* die Richtung ändern könnte. Ich habe oft gesehen, daß diese großen Flügel klappende Bewegungen ausführten, während das Tier mit seinem Fuß an der Wand des Behälters fest saß — sicher um die Atmung zu fördern. Wie wir sehen werden, erklärt das die Beschaffenheit der Kiemen. In der Ruhelage greifen die Parapodien übereinander wie bei *A. depilans*, sie bilden eine Leitungsröhre, in welche hinein das Wasser gezogen wird; aber der Strom ist hier viel schwächer, wie sich mit Karmin nachweisen läßt; zuweilen konnte man überhaupt keinen wahrnehmen. In der Mantelregion finden wir eine Änderung die in Korrelation zu den erwähnten Abweichungen steht.

### Morphologie und Lage.

Der Mantel deckt den Pallealkomplex vollständig, er reicht viel weiter nach rechts über die Kiemen und bildet in der Mitte hinten einen wohlentwickelten Siphon. Die Ränder desselben können so fest aneinander gelegt werden, daß sie eine geschlossene Röhre bilden. Diese allgemeine Anordnung reduziert die Reibung im Wasser beim Schwimmen auf ein Minimum, und die Pallealorgane werden zweckmäßig geschützt, obwohl ein Schutz, wie ihn die Parapodien bei *A. depilans* bilden, fehlt. Andere Abweichungen, die damit in Zusammenhang stehen, sind, daß die Öffnung, die man bei *A. depilans* in der Mitte des Mantels wahrnimmt, fast ganz überdeckt wird, es bleibt nur eine ganz kleine Öffnung; ferner, daß die Öffnung der Mantelhöhle leicht rückwärts geneigt ist, anstatt vorwärts wie bei *Aplysia depilans*. Vielleicht hängt damit auch die Tatsache zusammen, daß die Schale weniger gewunden ist, wie man aus dem Teil der Leber sieht, der gewöhnlich in den Windungen der Schale mitgeführt wird.

Das *Osphradium* nimmt zu den anderen Organen dieselbe Lage ein. Es ist indessen verhältnismäßig viel kleiner und schwer zu sehen, teils aus diesem Grunde, teils weil es durch das schwarze Pigment des ganzen Körpers verborgen wird.

Die Kiemen sind groß, pigmentiert und kompakt; sie eignen sich nicht zur Atmung.

In Bezug auf die Lage der anderen Organe ist nichts Neues zu bemerken, außer beim After, der weiter aufwärts im Ausströmungssipho liegt, vielleicht infolge der Verlängerung des letzteren. Er zeigt daher mehr als bei *A. depilans* die Tendenz, sich rückwärts zu verlagern und der Mediane zu nähern und zwar auf zweierlei Weise. Erstens, indem er sich mit dem ganzen Pallealkomplex im Körper verlagert und zweitens, indem sich seine Lage zu den anderen Pallealorganen verschiebt.

Die Hypobranchialdrüse ist erwähnenswert, da sie stärker spezialisiert ist als bei *A. depilans*, ja sogar stärker als bei *A. punctata*.

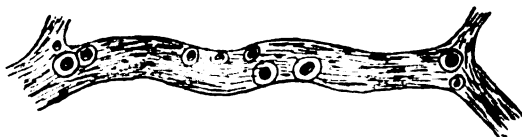
#### Allgemeiner Rückblick auf die Lagerungsverhältnisse.

Die Rückwärtsdrehung geht augenscheinlich noch weiter; After und Ausströmungssipho sind auch hier wieder die Organe, die die Drehung veranlassen.

#### Histologie und Physiologie.

Der Mantel zeigt histologisch größere Entwicklung des Binde- und Muskelgewebes. Drüsige Elemente kommen wie bei *A. depilans* vor, sie sondern reichlich eine purpurne Flüssigkeit ab wie bei *A. punctata*. Eine Thatsache ist von besonderer Bedeutung: der Ausströmungssipho ist, wie wir sahen, ein Muskelgebilde; der Nerv dieses Organs hat perlschnurartiges Aussehen, nach der Färbung sah man, daß isolierte Ganglienzellen in seinem Verlauf verstreut sind (vid. Fig. 9). Dies halte ich für das erste Auftreten eines Siphonalganglions.

Fig. 9.



Die Reduktion des Osphradiums verdient Beachtung. Der Ring von Wimperepithel ist verhältnismäßig schmaler, ebenso das nicht wimpertragende Sinnesepithel, das er umgiebt. Das Ganglion darunter ist auch stark reduziert; es besteht aus wenigen Gan-

glienzzellen im Branchialnerven, der an dieser Stelle dicht unter dem Epithel hinzieht.

Die Kieme ist schwach mit Wimpern besetzt und durch dunkel pigmentierte Zellen charakterisiert. Sie ist zur Atmung weniger geeignet und breitet sich niemals so weit aus wie bei *A. depilans* in ungenügend sauerstoffhaltigem Wasser. Man erinnere sich daran, daß sie, wie früher erwähnt, auch eine andere Funktion haben kann.

### Schlußfolgerungen.

*Aplysia limacina* ist an eine andere, eine bewegtere Lebensweise angepaßt und zeigt größere Abweichung vom Prosobranchientypus. Beweise:

1) Die großen, vollständig getrennten Parapodien sind Schwimmgorgane.

2) Infolge davon werden sie zum Teil zu Respirationsorganen; bis zu einem gewissen Grade verlieren die Kiemen diese Funktion. Der Wasserstrom im Mantelraum wird geringer; das Osphradium verkümmert.

3) Vielleicht hat man hier auch die Thatsache zu erwähnen, daß die Einstömungsöffnung weniger hervortritt und daß der Ausströmungssipho stärker entwickelt ist und sich der Mittellinie nähert, und als Folge (?) davon, daß der ganze Pallealkomplex nach hinten rückt.

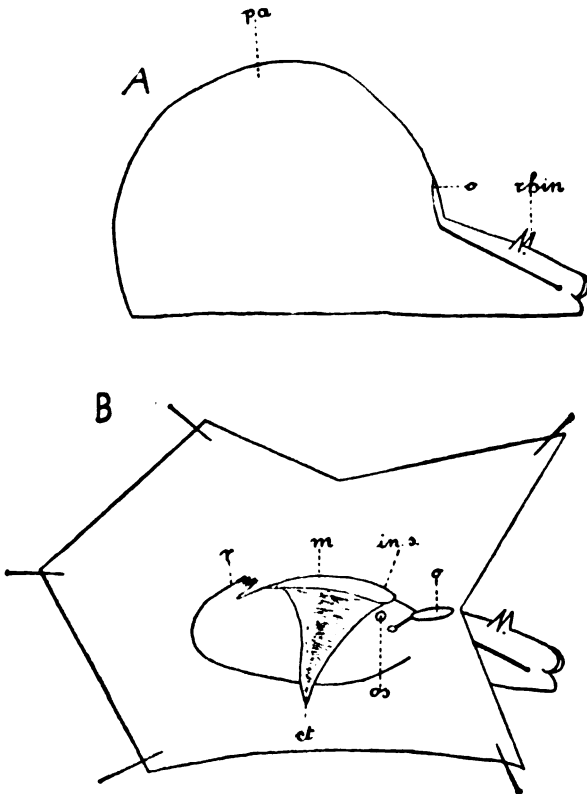
### *Notarchus neapolitanus*.

In vieler Hinsicht den *Aplysiae* nahe verwandt, ist eine äußerst interessante Form *Notarchus* (Fig. 10). Er ist besonders lehrreich von vergleichendem Gesichtspunkte aus. Wie *Aplysia limacina* ist er eine freischwimmende Form, aber er bedient sich der gerade entgegengesetzten Mittel, um das zu erreichen. Die Parapodien sind über dem Rücken des Tieres verschmolzen, so daß sie eine Art Sack bilden, aus dem das Wasser durch eine ziemlich kleine Öffnung vorn herausgepreßt werden kann (*o*), wodurch das Tier rückwärts getrieben wird (cf. *Loligo*).

Konservierte Exemplare sehen ziemlich rätselhaft aus, nämlich einfach wie eine Kugel. Das rührt von der geringen Größe der Kopfregion her und daher, daß dieselbe sehr weit zurückgezogen werden kann. Die Tentakel sind ziemlich gut entwickelt, die Rhinophoren (*r*) liegen nahe vor der Öffnung der Parapodienhöhle und daher im Wasserstrom. Diese Lage ist bemerkenswert.

Die Region der Parapodien ist also eine weite Höhle. Sie erstreckt sich nicht nur über die Masse der Eingeweide, sondern auch darunter (Fig. 10 B). Die Verschmelzungslinie der Parapodien ist hie und da sichtbar; der Prozeß war also nicht ein einfaches Vorwachsen des Hinterendes, wie man denken könnte. Die Öffnung (Fig. 10 o), die vorn bleibt, ist schlitzartig. Beim

Fig. 10.



Einatmen bleibt ihre untere Hälfte offen, die obere geschlossen und das Wasser strömt langsam und stetig in die Höhle. Beim Ausatmen findet das Entgegengesetzte statt: das Wasser wird durch die obere Hälfte plötzlich und mit bedeutender Kraft ausgestoßen. Wenn das Tier gereizt wird, versucht es auf diese Art zu entschlüpfen. Es atmet tief ein und zieht sich in eine Kugel zusammen, dann wirft es das Wasser mit Kraft aus. Da die Richtung des Stromes nicht in der Linie des Schwerpunktes liegt, be-



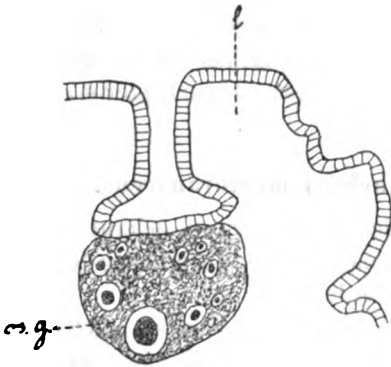
wegt es sich rollend fort wie eine Kugel. Wenn es auf diese Art dem Reiz nicht entschlüpfen kann, wirft es eine weiße Flüssigkeit aus, aber nicht in solchen Mengen wie *Aplysia*. Die Quantität erscheint unzureichend, um das Tier zu verbergen.

Im Innern der Höhle (Fig. 10 B) finden wir eine nicht weniger fundamentale Abweichung, die durchaus in Beziehung steht zu dieser neuen Entwicklung der Parapodien. Ich erinnere daran, daß wir eine solche Beziehung auch bei *Aplysia limacina* fanden. Der Mantel ist der Größe nach bedeutend reduziert, sein Rand hat das Aussehen einer längs des Rückens, fast in der Mittellinie verlaufenden Rippe. Er ist an seiner Unterseite dicht mit einzelligen Drüsen besetzt, die die milchige Flüssigkeit absondern. Der übrige Mantel, der sich nach links über die Kiemen ausbreitet, ist membranös und durchsichtig. Das Vorderende des Mantels (*m. s.*), das bei *Aplysia* als homolog dem Einstromungs-sipho bezeichnet wurde, ist wohlentwickelt und darauf liegt ein deutlicher Pigmentfleck, der sich von dem übrigen Teil der Höhle scharf abhebt. Die Beobachtung zeigt, daß es bei der Begattung eine Rolle spielt. Die Region des Ausströmungssipho ist im Gegenteil stark reduziert, der Mantel ist hier verschwunden. Die Funktion des Ausströmungssipho, die für die bisher behandelten Formen so charakteristisch ist, wird von dem muskulösen Rectum übernommen. Die Schale hat eine entsprechende Veränderung erfahren, sie ist mikroskopisch klein geworden, ist spiralgewunden und liegt auf dem hinteren Teil der Eingeweidemasse. (Von VAYSSIERE entdeckt und beschrieben, 21.)

Das Osphradium stellt hier wie bei *Aplysia* eine kleine Grube dar, unterscheidet sich aber sowohl nach Lage wie nach Gestalt. Es liegt nicht in der Ecke unter dem abführenden Gefäß, sondern vorn auf dem Gefäß, direkt im Strom des eintretenden Wassers. Wenn wir nach der Ursache dieser veränderten Lage suchen, so dürfen wir sie nicht mit der bloßen Thatsache erklären, daß es eine günstigere Stelle ist, denn bei *Aplysia* sahen wir dieselbe Stelle für die günstigste an und das Osphradium lag nicht da. Zieht man aber außerdem in Betracht, daß diese Form in anderer Hinsicht weiter von dem ursprünglichen Zustand abweicht, und daß der Wasserstrom hier stärker ist als bei *Aplysia*, so können diese Thatsachen zusammen eine wahrscheinliche Erklärung der Veränderung liefern. Auch im Bau zeigt das Osphradium eine Abweichung. Man sieht bei konservierten und bei lebenden Exemplaren, daß es von seinem unteren Rande her durch

eine Hautfalte überdeckt wird, die wie eine Lippe die Höhlung verschließt (Fig. 11 I). Man kann sie beim lebenden Tier mit einer Nadel leicht öffnen. Man darf nicht denken, daß dies irgend etwas Komplizierteres sei als eine Hautfalte, aber darum ist es nicht weniger bedeutsam. Es ist der Anfang zu einer höheren Ausbildung des Sinnesorgans, auf einem Stadium, wo seine ursprüngliche Form noch erkenntlich ist. Bei *Aplysia* wurde das Osphradium auf Reiz zurückgezogen. Der

Fig. 11.



Zustand bei *Notarchus* kann als eine Modifikation dieses Verhaltens aufgefaßt werden, die dadurch zustande kommt, das das Organ dauernd dem Reiz entzogen wird. Abwechselnd fließen Ströme reinen und unreinen Wassers darüber; das letztere ist vermutlich die Ursache des Reizes, welcher die chronische Kontraktion veranlaßt.

Die Kieme verhält sich wie bei den vorigen Formen, sie braucht aber nicht mehr den Schutz des Mantels, ihr freies Ende ragt gerade in die Höhle der Parapodien hinein (Fig. 10 B, *ct*). Sie ist länglich und man kann beobachten, daß sie sich in der Höhle fühlerartig bewegt. Vielleicht dient sie in dieser großen Höhlung als eine Art Sinnesfühler.

Die Öffnung des Nephridiums ist wie gewöhnlich weit nach hinten im Subbranchialraum gelegen und zeigt keine Papille.

Die Lage des Afters (Fig. 10 B, *r*) ist hier wieder charakteristisch. Der Mantel bildet keinen Ausströmungssipho, steht also nicht im Dienste der Exkretion. Das Rectum ist durch starke Muskelentwicklung ausgezeichnet, es liegt fast in der Mittellinie, ein wenig schief zur Körperachse. Aber während des Exkretionsvorganges nähert es sich der Mittellinie viel mehr und der After wird nach vorn geführt, hinter oder über den Mantel, nach der allgemeinen Öffnung des Parapodialraumes zu. Der After ist hier nicht wie bei *Aplysia* eine einfache Öffnung in der Haut, sondern er ragt etwas darüber vor und ist um seinen Rand mit 6 oder 7 Papillen versehen, die zweifellos einen Teil des Exkretionsmechanismus bilden.

Histologisch ist nichts Neues zu bemerken.

## Schlußfolgerungen.

Die leitende Thatsache ist die Verschmelzung der Parapodien. Andere Veränderungen stehen in Beziehung dazu und wir könnten Notarchus einfach als eine modifizierte Aplysia ansehen, wenn es nicht einen Umstand gäbe, der sich durch eine solche Beziehung nicht gut erklären läßt: der ganze Eingeweidekomplex ist nämlich frei (cf. Prosobranchiata), er ist nicht in den Fuß hinuntergewandert. Vielleicht hat auch die Fortexistenz einer wenn auch sehr kleinen, gewundenen Schale den gleichen Sinn. Bei einer anderen Form unter den Cephalaspideen (Gasteropteron) finden wir ganz ähnliche Verhältnisse.

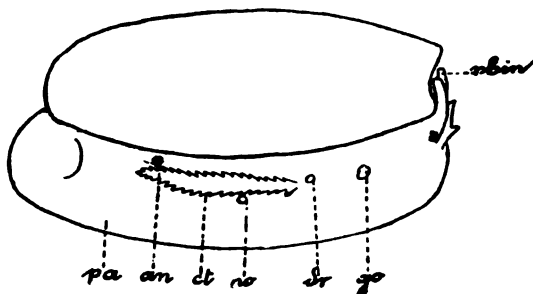
*Oceanus (Pleurobranchus) membranaceus.*

Wir haben bis jetzt drei Richtungen kennen gelernt, in welchen die Parapodien — die Organe, welche Variationen einleiten und veranlassen — modifiziert werden.

1) Als passive Schutzorgane (vielleicht haben sie auch andere Funktionen) bei *Aplysia depilans* und *A. punctata*, 2) als große, freie Schwimmorgane wie bei *A. limacina*, 3) als Schutz- und Lokomotionsorgane (letzteres auf eine andere Art) bei *Notarchus*. Den Pallealkomplex sahen wir Veränderungen erleiden, die in direkter Beziehung zu diesen Variationen stehen. Jetzt kommen wir zu einer anderen Art der Spezialisierung, bei welcher die Parapodien ganz anders entwickelt werden und der Pallealkomplex dementsprechend durchgreifende Veränderung erfährt. (Natürlich setzen wir voraus, daß die neue Form noch in der gleichen phylogenetischen Reihe steht. Der Beweis dafür folgt.)

Die Kopfregion (Fig. 12) ist außerordentlich reduziert,

Fig. 12.



es ist nur genug Raum da zur Insertion der vorderen Tentakel und der Rhinophoren (*r*), welche letztere wohlentwickelt sind.

Die Parapodien (*pa*) sind bloße flache Ausbreitungen des Fußes; das Ganze bildet eine kreisförmige Scheibe. Dies stets in scharfem Gegensatz zu den früheren Formen, bei welchen sie zu beiden Seiten des Körpers emporgeschlagen waren.

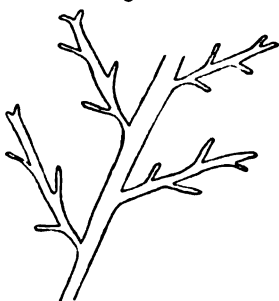
Der Mantel ist stark modifiziert und stellt eine zweite scheibenartige Ausbreitung dar, ähnlich wie der Fuß. Vorn hat er einen schmalen Schlitz, durch welchen die Rhinophoren vorragen (vid. Fig. 12). Der Mantel ist gleich breit rings um das Tier, so daß der Mantelraum hier eine weite ringförmige Rinne ist, die auf der rechten Seite, wo die Pallealorgane liegen, keine besondere Entwicklung zeigt — in scharfem Gegensatz zu *Aplysia*. Die Schale ist ganz in den Mantel eingeschlossen, ohne eine Spur einer Öffnung in demselben, wie sie bei *Aplysia* vorkommt. Sie ist ihrer Ausdehnung nach wohlentwickelt, wenn auch dünn und schwach verkalkt. Sie bedeckt die Eingeweide vollständig, reicht aber nicht bis in den freien Mantelrand hinein. Das Tier lebt auf sandigem Meeresgrunde, und dies mag die Sandfarbe der Mantelregion erklären (Schutzfarbe) und auch die weite Ausbreitung des Fußes. Dieser hat jedenfalls ebenso wie der vorragende Teil des Mantels noch eine andere Aufgabe zu erfüllen, nämlich, der Lokomotion zu dienen. Immer wenn das Tier gereizt wird, aber auch sonst oft, sieht man es die Mantelhöhle auf einer Seite schließen, wodurch der ganze Körper nach der anderen Seite getrieben wird. Dann kehrt sich der Prozeß um und die andere Seite der Mantelhöhle, die vorher weit ausgebreitet war, wird rasch geschlossen. Dies abwechselnde Öffnen und Schließen läßt das Tier unruhig, sprungweise fortschreiten; die Bewegung ist anscheinend ziellos, doch aber vorzüglich geeignet, um einem schwerfälligen Feinde zu entschlüpfen. Einem solchen wenigstens, nämlich der nahen Verwandten des Tieres, der raubgierigen *Pleurobranchia*. Die Art der Wassercirkulation ist ganz neu. Bisher sahen wir, daß der Wasserstrom, nachdem er teilweise über die *Rhinophora* gegangen war, in den Mantelraum eintrat und über *Osphradium*, Kieme und Exkretionsöffnung fortging. Hier berühren die Ränder des Mantels und der Parapodien einander in der normalen Ruhelage, sie bilden eine geschlossene Rinne zu beiden Seiten des Körpers. Eine relativ kleine Öffnung bleibt vorn nach der Kopfregion zu, und die wird durch die vorspringenden *Rhinophoren* fast geschlossen. Obwohl etwas Wasser durch diese

Öffnung an den Rhinophoren vorbei einströmt, fließt das meiste durch die Rinne in den Rhinophoren, bewegt durch die Cilien, welche diese Rinne auskleiden. An der Basis der Rhinophoren erweitert die Rinne sich bedeutend, eine große, von Sinneszellen und Wimperzellen gebildete Oberfläche wird dem Wasserstrom dargeboten (Fig. 12).

Es zeigt sich, daß der Strom, der so direkt über dies Sinnesepithel hinstreicht, nachher kein anderes Sinnesepithel, kein Osphradium mehr passiert; hier existiert ein solches Organ nicht. An einer Stelle (vor der Kieme) findet man eine kleine Öffnung, die in eine rätselhaft gebaute Höhlung führt, deren Funktion oder Homologie unbekannt ist (Fig. 12 *dr*). Um alle falschen Homologien zu vermeiden, nenne ich sie „BOURNE's Organ“, nach dem Autor, der sie beschrieben hat (3).

Die Kiemen sind auch stark modifiziert und erscheinen ganz abweichend gebaut. Der Subbranchialraum, der bei *Aplysia* rudimentär war, ist hier völlig ausgefüllt und der Mantel hat sich aufwärts zurückgezogen, so daß die Kieme sich an die Körperwand anheftet. Äußerlich erscheint sie biserial, federartig. Das rührt her von einer Verlängerung des abführenden Teils der Kieme, des sichtbaren Teils (der bei *Aplysia* verkürzt und nicht sichtbar ist). Der zuführende Teil ist stark verkürzt, und da er auf der dem Körper zunächst liegenden Seite sich befindet, ist er durch den abführenden Teil dem Auge vollständig verborgen. Die biseriale Anordnung rührt hier nicht wie bei *Aplysia* daher, daß eine einzige Lamelle abwechselnd nach beiden Seiten gefaltet ist, sondern sie ist ein primärer Zustand (Fig. 13). Die Teilungsebene

Fig. 13.



des Mantelraumes liegt hier senkrecht und ist parallel zur Körperachse.

Die Nierenöffnung (Fig. 12 *ro*) hat infolge der Anfüllung des Subbranchialraumes natürlich ihre Lage verändert, aber ihre relative Lage ist dieselbe geblieben und sie zeigt noch keine Papille.

Die Lage des Afters ist gerade hinter der Kieme (Fig. 12 *an*). Zum erstenmal scheint er eine Lage sta-

bilen Gleichgewichts erlangt zu haben. Hier giebt es keine Parapodien, die seinen Weg verlegen und er bedarf keiner Unterstützung von seiten des Mantels durch Siphobildung.

Die Geschlechtsöffnung hat ihre Lage nicht sehr verändert, sie liegt etwas weiter nach vorn in Bezug auf die Kieme und etwas genauer in ihrer Verlängerung. Bei allen bisher betrachteten Formen fanden wir eine Wimperrinne, die das Sperma von der eigentlichen Geschlechtsöffnung weit nach vorn in die Kopffregion leitete, wo der Penis liegt. Hier ist der Penis der Genitalöffnung ganz nahe; natürlich, weil eine Kopffregion ja nicht existiert.

Was die Histologie und die Physiologie anbetrifft, so ist die BOURNE'sche Drüse besonders beachtenswert. Sie ist von LACAZE-DUTHIERS (13) beschrieben worden als Kommunikationsöffnung zwischen Blutsystem und Außenwelt. Später wurde sie von BOURNE untersucht, der keine solche Kommunikation fand, sondern ein dünnes, membranöses Epithel, das die Höhlung des Organs von der Branchialvene trennt. Die Wände der Höhlung werden außer von diesem Epithel von Becher- und Wimperzellen gebildet, aber die ersteren kommen nicht zahlreich genug vor, um das Organ zu einer besonderen Drüse zu stempeln, gleich der Hypobranchialdrüse von Aplysia, mit welcher BOURNE es homologisieren wollte. Seine Funktion werden wir bei der nächsten Form, Pleurobranchia, näher betrachten, bei welcher es höher entwickelt ist.

(Die beiden Autoren weichen in einigen Punkten von einander ab, woraus hervorzugehen scheint, daß sie verschiedene Species von Pleurobranchus untersucht haben. Keiner von beiden nennt die Species.)

### Schlußfolgerungen.

Der Pallealkomplex von Oscanus weicht bedeutend, aber nicht seinem Wesen nach, von dem von Aplysia ab. Die auffallendste und gleichzeitig die anderen beherrschende Neuerung ist die Entwicklung des Mantels als Lokomotionsorgan. Der Bau der Kieme jedoch stellt einen neuen Typus lamellarer Flächenentwicklung dar und trennt diese Form entschieden von Aplysia und ihren Verwandten.

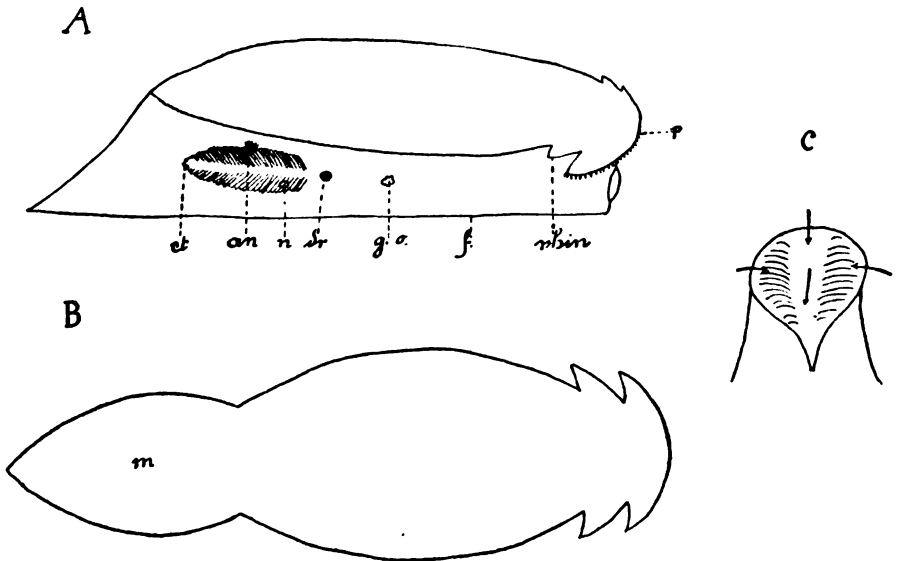
### Pleurobranchia.

Von ganz anderem Charakter ist eine nahe Verwandte von Oscanus, Pleurobranchia. In den Bassins zeigte sich, daß dies der raubgerigste aller Mollusken ist. Er ist weder durch eine Schale noch durch eine Färbung geschützt, und anstatt eine de-

fensive Flüssigkeit auszuströmen, wenn er ergriffen wird, oder sich loszumachen zu suchen, dreht er sich drohend um und streckt den langen Rüssel, mit dem er bewaffnet ist, vor. Ließ man ihn über Nacht in demselben Bassin mit einem *Oscanius*, so war am nächsten Morgen von diesem nichts mehr übrig außer der Schale und dem Mantelrande. Eine wertvolle *Bulla acera* verlor ich auf diese Art und mehrere kleine Exemplare von *Aplysia* verschwanden geheimnisvoll.

Die Kopfregion (Fig. 14) ist wohlentwickelt, in Anbetracht der großen Sinnesorgane. Die vorderen Tentakel sind groß, zwischen

Fig. 14.



ihnen befindet sich eine breite Hautausstülpung, deren vorderer Rand mit fühlertartigen Papillen besetzt ist, mit welchen das Tier den Boden vor sich untersucht. Dahinter liegen die wohlentwickelten Rhinophoren. Die Augen sind sehr rudimentär, liegen ganz unter der Haut und sind selbst zu diffusem Sehen unfähig. Trotzdem hat das Tier bis zu einem gewissen Grade Lichtempfindungen, denn während des Tages zieht es sich stets in den dunkelsten Winkel des Bassins zurück. Dies ist ein neuer Hinweis auf die wenig differenzierte Natur der Gewebelemente bei den Mollusken. Daß auch andere Mollusken in dieser Weise lichtempfindlich sind, ist experimentell bewiesen. Pleurobranchia ist augenscheinlich in jeder Beziehung ein Nachttier.

Die Region der Parapodien ist ganz unentwickelt, der ganze Fuß ist eine hinten etwas zugespitzte Kriechsohle. Das Tier kann trotzdem etwas schwimmen. Wenn es gereizt wird, sieht man oft eine charakteristische Kontraktion des Fußes, durch welche sich ein deutliches Metapodium abgliedert (Fig. 14 B). Die Bedeutung dieser Kontraktion habe ich bei einem Tiere beobachten können, nur bei einem von den vielen Exemplaren, die in den Bassins gehalten wurden. Es bewegte sich vorwärts, indem es aus Fuß und Metapodium eine Art Schraubenwindung bildete; der Fuß wurde in entgegengesetzter Richtung gedreht wie das letztere.

Die Mantelregion setzt sich direkt in die Kopffregion fort, es tritt keine Furche zwischen beiden auf wie bei *Oscanus* (Fig. 14 m). Eine flache Rinne sieht man rings um den Körper, sie ist an der rechten Seite, wo der Palloalkomplex liegt, deutlich. Eine rudimentäre Schale ist von CANTRAINE beobachtet worden. (*Malacologie Méditerranéenne et Littorale*, p. 86.)

Die Lage der Organe ist hier auffallend verschieden von der bei *Oscanus*.

Die BOURNE'sche Drüse ist äußerlich wahrnehmbar, nicht als eine bloße Öffnung, sondern als eine deutliche Papille oder besser als eine Röhre, die eine rosettenartige Öffnung trägt. Diese Form der Öffnung rührt von einer Faltung des Epithels an der Mündung der Röhre her, einer Faltung, die sich in den inneren Teil der Röhre fortsetzt. Der Rand der Öffnung ist an deren unterem Teil unterbrochen, so daß eine Art Rinne zustande kommt (Fig. 14 C). Ein Wasserstrom geht über die ganze Öffnung weg; er kommt größtenteils von oben und verläuft, wie die Pfeile in Fig. 14 C angeben. Ob der Strom wirklich in die Öffnung eintritt und in das Organ hinuntergeht, dafür habe ich keinen Beweis. Die Öffnung erweitert sich gelegentlich bedeutend, und man kann dann in die weite Höhlung des Organs hineinblicken. Ein solcher Augenblick wurde benutzt, um vorsichtig etwas Karmin einzuführen. Die Öffnung kontrahierte sich sofort und das Karmin wurde sehr langsam ausgestoßen (nach  $\frac{1}{2}$ , Stunde). Jedem Versuch, die Höhlung zu injizieren, folgte ein massenhafter Blutausswurf. Schleimabsonderung als Folge eines Reizes wurde nicht beobachtet.

Die Kieme (A) ist groß und viel kompakter als bei *Oscanus*. Wie dort hat sie ein federartiges Aussehen, aber die einzelnen Strahlen liegen nicht lose, sondern fest aneinander, sie bilden eine



glatte Oberfläche, die durchaus der allgemeinen Körperoberfläche gleicht. Auf diese Art sind sie ausreichend geschützt. Es muß besonders bemerkt werden, daß wir hier zum erstenmal keinen Wasserstrom haben, der von vorn über die Kieme hin oder vielmehr auf sie zugeht. Bei allen anderen Formen sahen wir diesen Strom über Rhinophora und Kiemen hinfließen. Die Ursache ist natürlich das Fehlen von Parapodien und Mantel, die einen zu den Kiemen führenden Kanal bilden könnten. Jede Spur eines Gebildes, das an einen Einstömungssipho erinnerte, ist verschwunden, daher hat der Pallealkomplex nicht mehr die Tendenz, nach vorn zu wandern. Wir finden, daß die Kieme bei einer Rückwärtswanderung die Führung übernimmt, sie läßt die Geschlechtsöffnung weit hinter sich und geht sogar dem After voraus (Fig. 14 A).

Die Lage des Afters (*an*) ist bemerkenswert; er liegt über der Kieme, etwa in der Mitte ihrer Anheftungslinie an die Körperwand.

Die Öffnung des Nephridiums liegt unter der Kieme, in der Mitte ihrer vorderen Hälfte. Trägt man die Kieme ab, so kann man die Öffnung als eine niedrige Papille von gelblicher Farbe sehen. Reizt man sie, so wird sie vollständig zurückgezogen, es zeigt sich eine große Öffnung, die dann auch geschlossen wird, so daß man sie kaum noch sehen kann.

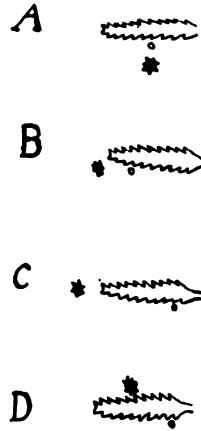
Die Geschlechtsöffnung (*go*) ist von den anderen entfernt, sie liegt verhältnismäßig weit nach vorn. Von allen Organen zeigt sie die geringste Tendenz zur Wanderung.

#### Allgemeiner Rückblick auf die Lagerungsverhältnisse.

Stellen wir uns vor, daß eine Form wie *Oscanius* Parapodien und Mantel verloren hätte, also auch den Wasserstrom, der zu den Kiemen geht, daß sie also keinen Einstömungssipho besäße, so würden wir von vornherein erwarten, daß infolge dieser Veränderung noch eine andere auftreten müßte, wie wir sie bei *Pleurobranchia* finden: die Kiemen müßten sich in eine weniger vortretende, weniger gefährdete Lage zurückziehen. Dies würde die merkwürdige Lage des Afters, der Kieme und der Nephridialöffnung erklären. Man beachte, daß die Lagerung hier genau umgekehrt ist wie im ursprünglichen Zustande, wo die Nephridialöffnung zwischen After und Kieme liegt. Die verschiedenen Stadien sind in Fig 15 dargestellt. A ist die ursprüngliche Lage, B die bei *Aplysia*, C bei *Oscanius*, D bei *Pleurobranchia*.

Wird diese Erklärung angenommen, so ist Pleurobrancha wichtig, 1) weil sie die Richtung anzeigt, in welcher die Opisthobranchiaten sich entwickeln: nicht einem Prosobranchiatenzustande zu, sondern fort von demselben; sonst wäre diese Anordnung von After, Kieme und Nierenöffnung unerklärlich. 2) Weil sie zeigt, wie ein Nudibranchiatenzustand entsteht, nämlich durch Verlust der Parapodien und durch Entwicklung der Mantelregion, nicht der Region der Parapodien, wie man behauptet hat. In dieser Hinsicht ist auch die Wanderung der Kieme nach rückwärts bedeutungsvoll, wenn man sie mit der Lage bei Doris vergleicht, obwohl man gewöhnlich annimmt, daß die Kieme von Doris nicht der der Tectibranchiaten homolog ist. Eine Thatsache, die sich auf die letztere Frage bezieht, wird bei Umbrella angeführt werden.

Fig. 15.



### Histologie und Physiologie.

Histologisch ist nichts Neues beim Pallealkomplex von Pleurobrancha zu bemerken. Was die Funktion der Organe anbetrifft, so haben wir hervorzuheben, daß die Wasserversorgung der Kiemen ganz ähnlich wie bei Doris stattfindet; das Wasser tritt direkt zu den Kiemen, eine bestimmte Strömung existiert nicht. Vielleicht dürfen wir jetzt wagen, aus den Beobachtungen an der BOURNEschen Drüse bei Pleurobrancha einen Schluß auf ihre Funktion zu ziehen: sie könnte ein Exkretionsorgan sein, das mit dem Gefäßsystem in Verbindung steht. Daß sie eine verloren gegangene Niere sei (LANKESTER) oder die Hypobranchialdrüse der anderen Mollusken (BOURNE), dafür giebt es noch keinen Beweis.

### Schlußfolgerungen.

Pleurobrancha ist eine Form, bei welcher der Pallealkomplex einstmals viel weiter vorn lag als bei den Prosobranchiaten. Sie zeigt eine ausgesprochene Tendenz, sich dem Nudibranchiatentypus zu nähern.

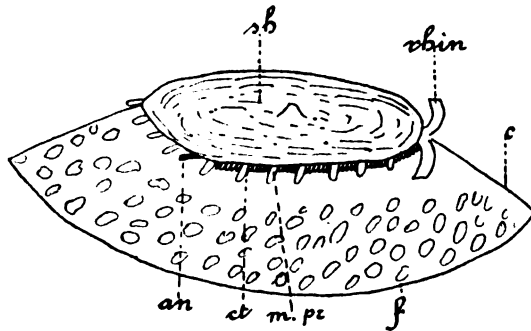
(Ein interessantes kleines Exemplar einer Pleurobrancha im Museum in Zürich stellt ein Übergangsstadium zwischen Oscanus und Pleurobrancha dar. Mantel, Parapodien, Lage der Kieme

und des Afters verhalten sich so genau intermediär, wie man nur wünschen kann.)

### ***Umbrella mediterranea.***

Wie *Oscanius* ist auch *Umbrella* (Fig. 16) einem wenig bewegten harmlosen Leben angepaßt, aber auf eine andere Art.

Fig. 16.



Die Kopffregion ist ganz unentwickelt. Sie liegt in einer bloßen Spalte (c) des riesigen Fußes (f); die Rhinophoren dagegen sind wohl entwickelt und ragen weit vor. Die Region der Parapodien ist nicht entwickelt, aber der Fuß hat sich gewaltig vergrößert, er stellt eine kompakte Masse von zähem Bindegewebe und Muskeln dar und ist an seiner Außenfläche mit harten Papillen besetzt. Dieser Fuß umgibt die Kopffregion vorn vollständig. Seitliche Verlängerungen, Parapodien, oder eine Rückwärtsverlängerung, ein Metapodium, fehlen. So hat die Sohle des Fußes einen fast kreisförmigen Umriß.

Die Mantelregion ist besonders interessant. Sie hat eine völlige Veränderung ihrer Funktion und ihrer Gestalt erfahren. Bisher sahen wir den Mantel entweder als Schutz- oder als Lokomotionsorgan fungieren, oder er diente als Wasserleitung. Nichts davon ist hier der Fall. Er ist auf einen Saum von zartem Gewebe reduziert, ist nicht über die Schale zurückgeschlagen, sondern endet an ihrem Rande und ragt fransenartig zerfasert darunter hervor (Fig. 16 *mpr*). Er findet sich ringsum unter der Schale. Diese ist ebenso merkwürdig wie der Mantel. Sie liegt ganz äußerlich oben mitten auf dem Tier wie eine flache Mütze und erinnert an die Verhältnisse bei *Patella*. Sie ist hart und wohl verkalkt, steht also in starkem Gegensatz zu den früheren Formen.

Reizt man das Tier, so wird die Schale hinten ein wenig herunter gezogen, so daß sie die kreisförmige Pallealrinne vollständig schließt. Aber sie hat auch noch eine andere Funktion. Bei allen beobachteten Exemplaren war die Schale dick bedeckt mit Schutt und Trümmern verschiedenster Art, besonders am Rande waren die Bruchstücke fest mit ihr verkittet, so daß es bedeutender Kraft bedurfte, um sie loszureißen. Dies ist eine vorzügliche Schutzeinrichtung, indem das Tier in dem Schlamm und Schutt, in dem es lebt, schwer zu sehen ist. Einen weiteren Beweis dafür werden wir später sehen in der besonderen Anordnung von Drüsen, die klebrigen Schleim liefern.

Die Pallealorgane sind entsprechend umgestaltet. Keine Spur eines Osphradiums oder irgend eines Organes, das dessen Stelle einnähme, wurde gefunden.

Der Zustand der Kieme ist besonders lehrreich. Wir wissen von Patella her, daß, wenn die allgemeine Körperoberfläche nicht atmet, dieser Mangel durch die große Ausbreitung der sogenannten „falschen Kiemen“ ersetzt werden kann. Vielleicht sehen wir hier die Genesis solcher Kiemen. Die gewöhnliche, biserialen Opisthobranchiatenkieme vom zweiten Typus, wie bei Oscanus, wird an ihrer gewöhnlichen Stelle auf der rechten Seite des Körpers beibehalten, aber sie setzt sich nach vorn fort, geht hinter dem Kopf quer herüber und reicht sogar noch ein Stück weit auf die linke Seite. Dieser letzte Teil besteht aus einfachen losen Lamellen wie bei Patella; die Lamellen zeigen Biegungen und Faltungen zur Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche. Bei Patella wird dasselbe durch Vergrößerung der Anzahl der Lamellen erreicht. Dieser heterogene Charakter der Kieme ist leicht zu erklären. Hinten auf der rechten Seite zeigt die Kieme die gewöhnliche, biserialen, federartige Anordnung. Aber bald werden die Faltungen der unteren Seite, die der Körperwand fest angedrückt ist, immer kleiner, schließlich verschwinden sie und es bleiben nur die Faltungen der anderen Seite übrig, die so den Anschein einer Anzahl loser Lamellen bekommt, in der That aber die eine Seite einer biserial gebauten Kieme ist.

Die Innervierung der Kieme ist bemerkenswert, weil der Nerv sich verzweigt. Er teilt sich in eine große Anzahl von Zweigen, um die große Kieme zu versorgen. Dies Verhalten steht zweifellos in Beziehung zu dem neuen Charakter der Kieme, obwohl BERNARD (1) annimmt, daß es auf ein diffuses Osphradium hinweist, welches irgendwie über die Kieme zerstreut sei. Er glaubt,

daß diese Annahme in der Anwesenheit von Sinneszellen eine Stütze finde, die er in der Kieme entdeckte. In gewissem Sinne ist das sicher richtig, und wir könnten demnach sagen, daß Pleurobranchea ein diffuses Auge über ihren ganzen Körper verteilt habe und daß Aplysia außer ihrem eigentlichen Osphradium noch ein diffuses, über die Kiemen zerstreutes besäße, da dort auch Sinneszellen vorkommen. Vielleicht ist es aber besser, keine solche Verwirrung anzurichten und zu sagen, daß das Osphradium fehlt. Man kann das ohne Bedenken thun, denn die Ursache dieses Mangels wird später angedeutet werden.

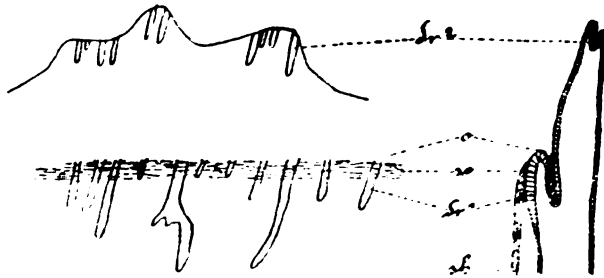
Die Nierenöffnung liegt an ihrer gewöhnlichen Stelle unter der Kieme auf der rechten Seite.

Der After liegt dicht hinter der Anheftungsstelle der Kieme; wir müssen beachten, daß er mit einer besonderen muskulösen Papille versehen ist, die so lang ist, daß sie bis zum freien Ende der Kieme reicht; die Exkrete werden also jenseits der Kieme hinausgeschafft.

### Histologie und Physiologie.

Der histologische Bau der Manteldrüse ist von Interesse (Fig. 17). Das allgemeine Mantelepithel ist dicht besetzt mit ein-

Fig. 17.



zelligen Drüsen; die Zellen sind nicht besonders vergrößert wie bei Aplysia, es sind einfache Becherzellen. Unter dem Rande der Schale findet sich auf dem Mantel ein Streifen eines besonderen Epithels, welcher sich ringsum erstreckt. Das ist das Epithel, welches die Schale erzeugt (Fig. 17 *se*). Dicht am äußeren Rande dieses Epithelstreifens sieht man eine Anzahl von Öffnungen (Fig. 17 *o*). Sie führen in lange röhrenartige Höhlungen, die innen dicht mit Wimperzellen besetzt sind (Fig. 17 *dr'*). Ähnliche Röhren öffnen sich gerade am Mantelrande, besonders an den

Spitzen der Mantelfransen (*dr<sup>2</sup>*). Anders, wie man denken sollte, scheinen diese Röhren ausschließlich mit Wimperzellen besetzt zu sein.

Da sie sich am Rande der Schale und an den Spitzen der Mantelfortsätze öffnen, mag ihre Aufgabe sein, die Flüssigkeit abzusondern, welche das Trümmerwerk zusammenklebt, das die Schale als Schutzhülle bedeckt. Die Sache erfordert neue Beobachtungen, die sich besonders auf die Lebensgewohnheiten des Tieres zu erstrecken haben.

### Schlußfolgerungen.

Umbrella ist ein Opisthobranchiat, welcher große Spezialisierung und Anpassung an eine besondere Lebensweise zeigt. Der Zustand der Kieme ist besonders lehrreich. Das Tier nähert sich dem Nudibranchiatenzustand, aber auf entgegengesetztem Wege wie Pleurobranchia, nämlich durch Vergrößerung der Fußregion und Verkleinerung der Mantelregion. In der That, denken wir uns Mantel und Schale weg, so haben wir Verhältnisse genau wie bei Doris: einen Ring besonderer respiratorischer Anhänge, die den After umgeben; das Ganze auf dem Rücken des Tieres gelegen.

Nun wir die Grenze der Tectibranchiaten erreicht haben und den allmählichen Übergang zu den Nudibranchiaten konstatiert haben, wollen wir zu der Grundform zurückkehren, von der wir ausgingen und versuchen, die verschiedenen Entwicklungsreihen klarzulegen, die zu dem beschalteten Prosobranchiatenzustand zurückführen.

Ich muß wiederholen, daß wir durchaus nicht eine richtige phylogenetische Reihe durchlaufen. Der Umstand, der durchgehend bei allen Formen vorkommt und sie verknüpft, ist das Verschwinden der Schale, und die variierenden Faktoren, dem Grade ihrer Bedeutung nach geordnet, sind: 1) die Parapodien, 2) Mantel und Schale, 3) Osphradium und Rhinophoren, 4) Kiemen, 5) Lage der Organe des Pallealkomplexes. Alle diese Faktoren stehen zwar funktionell untereinander in enger Beziehung, doch variieren sie bei den verschiedenen Formen bedeutend nach Gestalt und Bau, je nach der Lebensweise, so daß z. B. eine Form wie Gasteropteron das beste Zwischenglied, was die Parapodien betrifft, sein würde, Acera in Bezug auf Mantel und Schale u. s. w.

Obgleich wir hier und da eine Andeutung enger phylogenetischer Beziehung wahrnehmen, wie z. B. bei einigen Aplysiiden

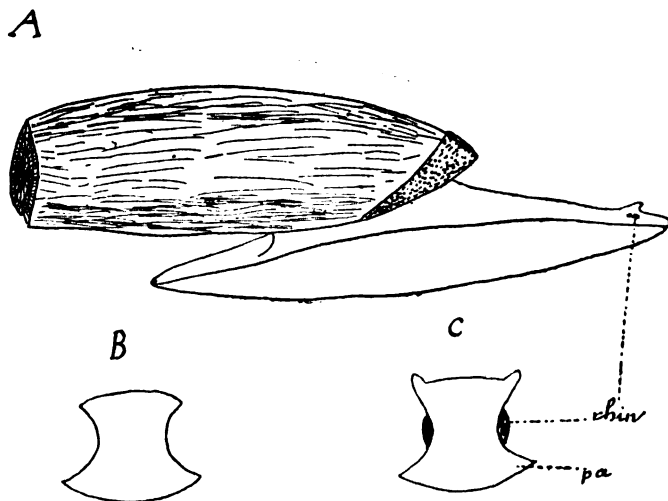
oder Pleurobranchiiden, so ist das nicht genügend, um eine detaillierte Klassifikation durchführen zu können.

Bei den Tectibranchiaten, zu denen wir jetzt kommen, finden wir ein vor anderen charakteristisches Merkmal, welches die Systematiker veranlaßt hat, sie unter dem Namen Cephalaspideen zusammenzufassen. Dies Merkmal findet sich in der Kopfregion. In der Region der Parapodien und in der Mantelregion zeigen sie die größten Abweichungen. Wir beginnen mit der Form, die *Aplysia* am nächsten verwandt ist, mit *Acera bullata*.

### *Acera bullata*.

*Acera bullata* (Fig. 18) besitzt eine große Schale, in deren Windungen die Eingeweidemasse liegt. Die Schale ist dünn, nicht stark verkalkt, sie eignet sich nicht als Schutzorgan, teils

Fig. 18.



wegen ihrer membranösen Beschaffenheit, teils weil sie nicht so groß ist, daß das Tier seinen ganzen Körper da hinein zurückziehen könnte.

Die Kopfregion ist in die Länge gezogen, aber klein. Die Parapodien reichen bis zur Kopfregion, bilden also eine Art Rinne an beiden Seiten. Besondere Tentakel kommen nicht vor, aber auf beiden Seiten befindet sich in der Rinne ein länglicher Fleck von Sinnesepithel (Fig. 18 A) von gelber Farbe, und unmittelbar darüber ist der Rand der Rinne ohrenartig in eine aufwärts ge-

richtete Falte ausgezogen, die eine Art rudimentären Tentakels bildet, mittelst welches das Wasser zum Geruchsepithel getrieben werden kann. Fig. 18 B, ein Querschnitt durch die Kopfregion, C ein Querschnitt in der Gegend dieses rudimentären Tentakels, und A eine Seitenansicht, werden das erklären.

Die Parapodien (*pa*) sind wohlentwickelte Organe, sie laufen rings um den Körper; ihre seitlichen Teile bilden zwei muskulöse Lappen, die beiderseits am Körper aufragen. Möglichenfalls benutzt das Tier sie zur Lokomotion. Bei der Betrachtung der Parapodien von *Aplysia* hatten wir Gelegenheit zu untersuchen, wie ein so augenscheinlich sekundäres Verhalten, wie die anscheinende Verschmelzung der Parapodien hinten, zustande käme. Hier sehen wir, daß es ein primäres, nicht ein sekundäres Verhalten ist; die Verhältnisse bei *Aplysia* sind das Resultat eines Aufwärtswachsens der Parapodien hinten sowohl wie an den Seiten (Fig. 18 A, *pa*).

Was die Mantelregion betrifft, so kann man äußerlich nichts davon sehen, ausgenommen einen schmalen Saum des Mantels, der über den vorderen Rand der Schale zurückgeschlagen ist, und auch der wird auf Reiz vollständig zurückgezogen (Fig. 18 A, *m*). Man vergleiche das Verhalten bei *Aplysia*, wo er dauernd über die Schale geschlagen bleibt. Die Öffnung der Mantelhöhle ist der rechten Seite genähert, sie kann durch Sphinktermuskeln ganz verschlossen werden; dann ist die Kieme eingeschlossen, After und Geschlechtsöffnung bleiben aber frei. Der Hals des Sphinkters ist außerordentlich empfindlich und kontrahiert sich bei der leisesten Berührung. Die Mantelhöhle erstreckt sich weit unter die Kiemen in die Windungen der Schale, so daß die Kiemen hier vom Dach der Mantelhöhle herabhängen, wie bei den Prosobranchiaten. Man erinnere sich, daß bei *Aplysia* die Höhle rudimentär ist. Die Mantelhöhle erstreckt sich unter die Niere, die also das Dach derselben einnimmt, nur ein vorderes Stück freilassend.

Hier sind große einzellige Drüsen an der Unterseite des Mantels entwickelt, gerade wie bei *Aplysia*, aber sie nehmen nicht nur den Rand des Mantels ein, sondern rücken bis in die Höhlen hinein vor.

Das Ctenidium ist gebaut wie bei den typischen Opisthobranchiaten, wie auch bei *Aplysia*. Es wird vom Mantel vollständig bedeckt. Die Anordnung der Palaealorgane wird durch das Auftreten des Sphinkterapparates einigermaßen gestört. Die Kieme scheint ziemlich dieselbe Lage einzunehmen wie bei *Aplysia*;



schneidet man aber die Anheftung des abführenden Gefäßes durch, so findet man, daß das eigentliche Gefäß viel weiter nach links liegt, als es von außen den Anschein hat. Das heißt, es nähert sich dem Herzen, dessen Lage hier besonders beachtet werden muß. Es liegt nicht vor der Kieme, wie bei den bisherigen Formen, sondern entschieden links von diesem Organ.

Das Osphradium ist ein deutlicher dunkler Pigmentfleck, größer als bei *Aplysia*. Es liegt entschieden mehr seitlich von der Kieme als bei *Aplysia*. Dies könnte man auffassen als einen Hinweis auf einen mehr ausgesprochenen Prosobranchiatencharakter, doch muß man zugeben, daß der von dem Sphinkter ausgeübte Zug genügt, um es zu erklären.

Die Nephridialöffnung ist noch ein einfaches Loch in der Haut im Subbranchialraum.

Die Afteröffnung liegt weit zurück im fernsten Winkel der ganzen Schale, sie wird von einer besonderen Falte des Mantels umgeben, so daß auch hier der After in Korrelation zum Mantel steht und daher natürlich auch zur Schale, die vom Mantel abgesondert wird.

Die Geschlechtsöffnung liegt vorn in ihrer gewöhnlichen Lage.

### Schlußfolgerungen.

*Acera bullata* ist ein Uebergangsstadium; sie bildet einen Uebergang von einer beschalten zu einer unbeschalten Form. Beweise: Die zarte Schale, die nicht zum Schutz dienen kann, da sie weder groß noch stark genug ist. Die Entwicklung von Parapodien. Die einfache Gestalt der in der Kopfgregion entwickelten Rhinophoren. Das Osphradium, das im Vergleich zu demjenigen der Prosobranchiaten klein ist, groß dagegen im Vergleich mit *Aplysia* oder anderen Formen mit stärker entwickelten Rhinophoren. *Acera* oder eine sehr ähnliche Form kann man als die Form ansehen, von der alle bisherigen abstammen.

*Acera* ist wertvoll, insofern sie einen Uebergang zu einem schalenlosen Zustand darstellt. Die Entwicklung der Parapodien, des für die neue Lebensweise wichtigen Organes, hat die Abweichung eingeleitet. Andere Abweichungen lassen sich als mehr oder weniger direkte Folgen hieraus ableiten.

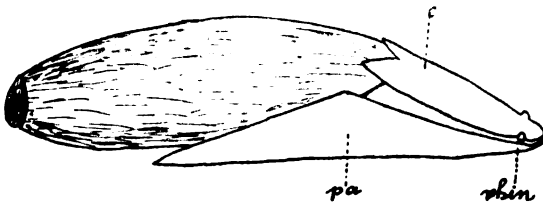
Nun wir zu einer deutlich beschalten Form gekommen sind, deren Eingeweidesack in den Windungen der Schale liegt, die den tiefen Mantelraum der Prosobranchiaten besitzt, sind wir nicht mehr weit von der anderen Grenzlinie der Opisthobranchiaten.

Doch haben wir noch einige instruktive Uebergangsstadien, von denen *Bulla* und *Actaeon* die wichtigsten sind.

### ***Bulla striata*.**

Hier kommen wir zum erstenmal zu einer Form, die sich ganz in die Schale zurückziehen kann. Die Kopfregion hat die typischen Cephalaspideenmerkmale, nämlich flache, schildartige Ausbreitung, hinten in zwei Zipfel verlängert, welche über den vorragenden vorderen Rand der Schale greifen. Hier findet sich auf beiden Seiten eine deutliche, aufwärtsgerichtete Falte des Kopfschildes, unter welchem in der Rinnenhöhlung ein gelber Fleck von Sinnesepithel liegt (1). Beim lebenden Tier sieht man, daß diese aufwärtsgerichteten Klappen sich nach verschiedenen

Fig. 19.



Richtungen wenden können, zweifellos um wahrzunehmen, woher der Sinnesreiz kommt.

Die Region der Parapodien ist nicht stark entwickelt; ich habe aber gesehen, daß das Tier schwimmen kann.

Die Mantelregion ist ganz unter der Schale verborgen und die Mantelhöhle ist durch ihre große Ausdehnung charakterisiert.

Die Region des Einstömungssipho ist nach vorn über das Tier hinaus verlängert, bis zu der Furche auf der linken Körperseite. Die Höhlung erstreckt sich auch weit nach rückwärts bis zum äußersten Hinterende, aber ein deutlicher Ausströmungssipho, wie bei *Aplysia*, fehlt.

Dies ist ein Schritt der Annäherung an Prosobranchiatenverhältnisse, wie auch die weite Ausdehnung des Mantelraumes unter der Kieme und über den Eingeweiden.

Die Lage der Kieme ist auch so, wie sie für die Prosobranchiaten charakteristisch ist; sie hängt nämlich vom Dach der Höhle, in dem Teil derselben, der dem Einstömungssipho nahe liegt. Ihr Bau dagegen zeigt den charakteristischen Opisthobranchiatentypus wie bei *Aplysia*.

Das Osphradium liegt rechts von der Kieme, wie bei

*Aplysia*, und in gerader Linie mit dem Einstömungssipho, wie bei den Prosobranchiaten.

Die Nierenöffnung liegt, wie gewöhnlich, rückwärts im Subbranchialraum und hinter der Teilungsebene, also dicht hinter der Kieme.

Wie bei den bisherigen Formen findet sich eine wohlentwickelte Manteldrüse und auch eine Hypobranchialdrüse, die den Boden der Mantelhöhle einnimmt. Sie nimmt einen großen Teil der Höhle in Anspruch und liegt weit nach hinten, nahe dem After. Wegen ihrer „Lage nahe den Kiemen“ hält PELSENER diese Manteldrüse für homolog der Hypobranchialdrüse der „Gasteropoden“, und die Drüse auf dem Boden der Höhle bezeichnet er als „Analdrüse“, weil sie dem Anus nahe liegt. Es ist möglich, daß diese Manteldrüse der Hypobranchialdrüse der Prosobranchiaten homolog ist, sie ist aber nicht homolog der Hypobranchialdrüse derjenigen Formen, die wir untersucht haben, bei welchen immer außer der Hypobranchialdrüse noch eine Manteldrüse vorkommt.

Vielleicht ist die Manteldrüse der Opisthobranchiaten der Hypobranchialdrüse der Prosobranchiaten homolog, und die Hypobranchialdrüse der Opisthobranchiaten der oben erwähnten Analdrüse.

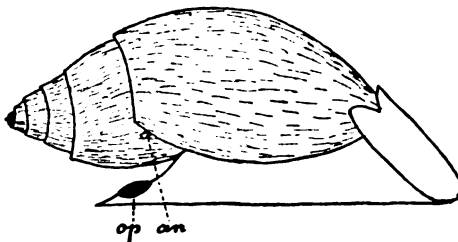
#### Schlußfolgerung.

In der Beschaffenheit der Schale, der Mantelhöhle, der Kieme, des Osphradiums etc. zeigt *Bulla* eine weitere Annäherung an die beschalteten Prosobranchiaten.

#### *Actaeon*.

Diese Form wird von vielen Autoren als das hauptsächlichste Bindeglied zwischen Opisthobranchiaten und Prosobranchiaten angesehen.

Fig. 20.



Das Tier (Fig. 20) kann sich vollständig in die Schale zurückziehen. Es besitzt ein Operculum und bildet in dieser Hinsicht eine Ausnahme von allen anderen Tectibranchiaten.

Der große Mantelraum und die Kieme (ähnlich wie bei *Bulla*) zeigen Prosobranchiateneigenschaften; aber seine Verwandtschaft mit denselben

beruht hauptsächlich auf dem Nervensystem. Einen Bericht darüber siehe bei BOUVIER (4).

(Ich konnte diese Formen nicht genauer untersuchen, weil das Material fehlte.)

### Allgemeine Folgerungen.

Das Vorhandensein einer Schale ist für eine große Abteilung der Gruppe der Mollusken charakteristisch. Der Verlust dieser Schale ist ebenso charakteristisch für eine andere große Abteilung.

Als eine Folge der kalkigen Bedeckung müssen besondere Vorkehrungen für die Atmung getroffen werden, in Gestalt einer bewimperten Kieme in der Mantelhöhle, die einen für respiratorische Zwecke ausreichend starken Wasserstrom erzeugen muß.

Als eine Folge dieses Wasserstromes entwickelt sich ein besonderes Sinnesorgan (Osphradium) an der geeignetsten Stelle, nämlich in diesem Wasserstrom und an einem Punkte, wo ihm passende Nervenversorgung zur Verfügung steht (am Branchialganglion). Gerade wie dem Geruch und Gehör der Säugetiere besondere äußere Organe dienen, die die Eindrücke aufnehmen und die Richtung, aus welcher sie herkommen, empfinden, so haben wir hier die Entwicklung eines äußeren Organes, des Siphos, der bei vielen Prosobranchiaten so wohl ausgebildet ist. Im allgemeinen hat er die Tendenz, sich der Kopf- oder Sinnesregion zu nähern. Bei den Tectibranchiaten fehlt er, was sich durch die Entfernung des Mantelraumes von der Kopffregion erklären ließ.

Die vorteilhafte Errungenschaft der Nichteßbarkeit gab dem Sachverhalt eine durchaus neue Wendung. Das Tier kann sich jetzt aus seiner Schale herauswagen. Große Parapodien, die zu groß sind, als daß sie in die Schale zurückgezogen werden könnten, entwickeln sich und dienen zum Schwimmen oder zum Kriechen. Diese Parapodien können auch zu einem hohen Grade respiratorische Funktion übernehmen. Die Kieme und ihr Wasserstrom werden weniger notwendig und können wegfallen. Die Kopffregion wird die günstigste Stelle für Sinnesreize aus dem umgebenden Medium. Daher die Entwicklung der Rhinophoren und das allmähliche Verschwinden des alten Osphradiums. (In der Reihe *Bulla-Aplysia depilans* — *Aplysia limacina* — *Pleurobranchia*.) Daher auch der Verlust des Einströmungssiphos und die Rückwärtswanderung der Palleanthöhle. Die Ausfüllung des Mantelraumes und das Verschwinden der Schale sind korrelative Veränderungen,

All diese Stadien kann man sehr schön an jetzt lebenden Tectibranchiaten verfolgen.

Aber das Studium des Pallealkomplexes zeigt nicht nur die Weiterentwicklung der Prosobranchiaten, sondern auch eine Annäherung an die Nudibranchiaten. Die Schale verschwindet, die allgemeine Körperoberfläche, die oft durch verschiedene Fortsätze vergrößert wird, übernimmt die Atmung und die Mantelhöhle fällt weg. Diese Veränderung zieht das Verschwinden des Wasserstroms und des Osphradiums nach sich; die Aufgabe des letzteren wird ganz von den Rhinophoren übernommen. Was die Homologie der respiratorischen Fortsätze anbelangt, so hat man behauptet, daß sie den Parapodien angehören und auch, daß es Mantelfortsätze seien oder Fortsätze der allgemeinen Körperwand. Fälle wie *Pleurobranchia* und *Umbrella* scheinen darauf hinzuweisen, daß beide Auffassungen richtig sein können und daß man jede Art besonders studieren muß.

Die Frage nach der Funktion des Osphradiums habe ich bis hierher aufgeschoben, um zuvor diese verschiedenen Punkte klarzulegen. Sie scheinen eine ausreichende Erklärung zu liefern, sowohl für seine Funktion, wie auch für seine Lage. Seine Funktion ist ähnlich der der Rhinophoren. Seine Entwicklung steht in direktem Verhältnis zum Wasserstrom, in indirektem zur Entwicklung der Rhinophoren.

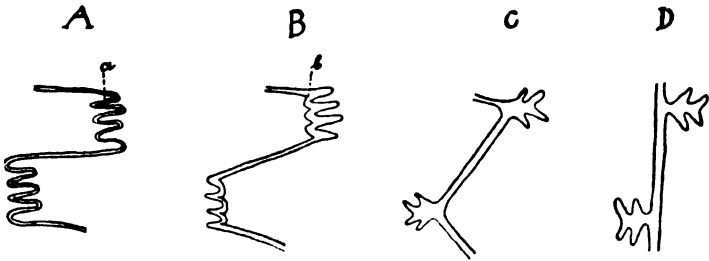
Daß diese Erklärung des Osphradiums natürlich und richtig ist, wird vielleicht noch einleuchtender durch einen Vergleich mit ähnlichen Phänomenen bei luftatmenden Tieren. Falls ein bestimmter Luftstrom vorhanden ist, der das Respirationsorgan versorgt, findet sich ein spezialisiertes Riechepithel in diesem Strome und ein spezialisiertes, äußeres Organ, das der Leitung dient, wie bei den Prosobranchiaten. Andererseits sehen wir bei den Insekten, wo kein besonderer lokalisierter Strom vorkommt, das Geruchsorgan eine vorragende Stellung in der Kopfregion einnehmen, wie bei den Opisthobranchiaten.

Noch eine andere Frage muß erörtert werden, nämlich die Abweichungen im Kiemenbau, die wir bei den beiden Typen beobachteten.

Die Kieme vom *Aplysiatypus*, die für die Cephalaspideen und die Anaspideen charakteristisch ist, steht weit vom Körper ab und bildet mit dessen großer Axe einen annähernd rechten Winkel; bei den Notaspideen dagegen, wo die Kiemen durchgehends vom Mantel nur unvollkommen geschützt sind, liegen sie dem Körper

dicht an und sind seiner großen Achse mehr oder weniger parallel, oder, wie wir uns ausdrückten: in dem einen Fall ist die Teilungsebene senkrecht zur Körperachse, im anderen Fall parallel. Dies wird, wie bereits angedeutet, zustande gebracht durch eine Verlängerung des abführenden Teils der Kieme und dadurch, daß der zuführende Teil sich dicht an die Körperwand anlegt. Lamellare Entwicklung geht aus einer Annäherung des zu- und des ab-

Fig. 21.



führenden Gefäßes hervor. Fig. 21 stellt dies schematisch dar. A ist eine Kieme vom ersten Typus. Es ist augenscheinlich, daß jede Annäherung des abführenden Gefäßes an das zuführende oder an die Körperwand die Räume (*a*) in geschlossene Säckchen umwandeln würde, die für die Atmung nicht geeignet wären. Daher das Verschwinden der inneren Lamelle, wie B, *b* es zeigt. Fig. C zeigt ein weiteres Stadium in dem Prozeß und D stellt eine typische Kieme des zweiten, des Notaspideontypus dar.

### Wichtigste Litteratur.

---

- 1) J. BERNARD, Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes prosobranches. *Ann. des Sc. Nat.*, LIX, 1890.
- 2) BLOCHMANN, Die im Golfe von Neapel vorkommenden Aplysien. *Mitteil. aus der Zool. Stat. zu Neapel*, 1884, Nr. 5.  
— Über die Drüsen des Mantelrandes bei Aplysia und verwandten Formen. *Zeitschr. f. wissensch. Zoologie*, Bd. 38, 1888.
- 3) A. G. BOURNE, On the supposed communication of the vascular system with the exterior in Pleurobranchus. *Quart. Jour. Micr. Sc.* (2), Vol. 25, 1885, p. 429.
- 4) BOUVIER, Sur l'organisation des Actaeons. *Société de Biologie*, 7. Jan. 1893.
- 5) W. CLARK, Mémoire sur les Bullides. *Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, 2. Ser., 1850, Vol. VI, p. 98.
- 6) J. T. CUNNINGHAM, Notes on structure and relation of kidney of Aplysia. *Mitteil. aus der Zool. Stat. zu Neapel* (4), 1883.
- 7) FLEMMING, Untersuchungen über Sinnesepithelien der Mollusken. *Archiv f. mikr. Anat.*, Bd. 6, 1870.  
— Die Haare tragenden Sinneszellen an der Oberhaut der Mollusken. *Archiv f. mikr. Anat.*, Bd. 5, 1869.
- 8) P. FISCHER, Manuel de Conchyliologie.
- 9) V. GRABER, Über die Empfindlichkeit einiger Meertiere gegen Riechstoffe. *Biol. Centralbl.*, Bd. 8, p. 743, 1889.
- 10) B. HALLER, Untersuchungen über marine Rhipidoglossen. *Morphol. Jahrb.*, Bd. 9, 1884.
- 11) HANCOCK, On the olfactory apparatus of the Bullidae. *Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, Series 2, t. IX, 1852.
- 12) H. v. JEHNING, Das Nervensystem und die Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1879.
- 13) H. DE LACAZE-DUTHIERS, Histoire anatomique et physiologique du Pleurobranche orangé. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 4. Ser., vol. XI, 1859, p. 257.  
— Du système nerveux des Mollusques gastéropodes pulmonés aquatiques et d'un nouvel organe d'innervation. *Archiv de Zool. expér.*, ser. 1, t. 1.
- 14) ARNOLD LANGE, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, Lieferung III, Mollusca, 1892.

- 15) B. LANKESTER, Mollusca in Encyc. Brit.
- 16) G. MARCHALLI, Monografia delle Aplysiidae. 1893.
- 17) MOQUIN-TANDON, Recherches anatomiques sur l'Ombrelle de la Méditerranée. Ann. Sc. Nat. Zool., 5. ser., t. 14, 1870.
- 18) G. PILSENREER, L'innervation de l'oesphradium des Mollusques. Comptes Rend., t. 109, 1889, p. 534.
- 19) B. RAWITZ, Der Mantelrand der Acephalen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. 22, 24, 27, 1888—92.
- 20) J. W. SPENGLER, Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 35, 1881.
- 21) A. VAYSSIERE, Recherches anatomique sur les mollusques de la famille des Bullidés. Ann. Sc. Nat. Zool., 6. ser., t. 9, 1879—80.  
— Recherches zoologiques et anatomiques sur les mollusques opisthobranches du Golfe de Marseille. Ann. du Musée d'Hist. Nat. de Marseille, Zoologie, Tome 2.
- 22) Die folgende Arbeit enthält wichtige Beobachtungen über die Mantelorgane einiger Opisthobranchiata.  
Beiträge zur Anatomie der Gattung Siphonaria von Dr. AUGUSTUS KÖHLER in Gießen, aus den Zoologischen Jahrbüchern von SPENGLER in Gießen. Siebenter Band, 1893.



### Figurenerklärung.

Fig. 1. *Aplysia depilans*. A mit ausgestreckten Parapodien kriechend. *au* Auge, *ex.s* Ausströmungssipho, *g.f* Geschlechtsfurche, *l.par* linkes Parapodium, *r.par* rechtes Parapodium, *rhin* Rhinophora. B ruhend. Die Parapodien greifen übereinander. C in ungenügend durchlüftetem Wasser. Die Parapodien sind weit ausgestreckt, der Mantel erhoben, die Kieme ragt hervor. *an* After, *ex.s* Ausströmungssipho, *g.o* Geschlechtsöffnung, *h.d* Hypobranchialdrüse, *in.s* Einströmungssipho, *m* Mantel, *m.d* Manteldrüse, *n.o* Nephridialöffnung, *os* Osphradium.

Fig. 2. *Aplysia depilans*. Schematischer Querschnitt. *ct* Ctenidium, *hd* Hypobranchialdrüse, *md* Manteldrüse, *m.h* Mantelhöhle, *nier* Niere, *pa* Parapodien, *n* innerer Winkel der Mantelhöhle, *s* Öffnung zur Schalenhöhle, *sh* Schale, *v* Eingeweide.

Fig. 3. *Aplysia depilans*. Schematische Darstellung der Kiemenfaltang.

Fig. 4. *Aplysia depilans*. Querschnitt des Osphradiums. *ce* Wimperepithel, *ct* Konnektivgewebe, *n* der Nerv, welcher durch das Ganglion geht, *n.e* Neuralepithel.

Fig. 5. *Aplysia depilans*. Schnitt, welcher das Branchialganglion (*bg*) und das Ganglion des Osphradiums (*os.g*) zeigt. *mn* Mantelnerv, *br.n* Branchialnerv, *ef.v* abführendes Gefäß.

Fig. 6. *A. dep.* Ein Schnitt durch das Osphradium, welcher die Verbindung zwischen Epithel und Ganglienzellen zeigt.

Fig. 7. *A. dep.* A und B wimperlose Zellen über dem Ganglion des Osphradiums. C Wimperzellen, welche die Grube des Osphradiums umgeben.

Fig. 8. *Aplysia limacina*, mit getrennten Parapodien (*pa*).

Fig. 9. *Apl. lim.*, der Siphonalnerv mit zerstreuten Ganglienzellen.

Fig. 10. *Notarchus neapolitanus*. A Seitenansicht. *pa* verschmolzene Parapodien, *o* Parapodialöffnung, *rhin* Rhinophora. B die Parapodialhöhle ist geöffnet. *ct* Ctenidium, *in.s* Einströmungssipho, *m* Mantel, *o* Parapodialöffnung, *os* Osphradium, *r* Rectum.

Fig. 11. *Notarchus*. Osphradium mit der Lippe *l*, die das Osphradium abschließen kann, *osg* Ganglion des Osphradiums.

Fig. 12. *Oscanius* (*Pleurobranchus*) *membranaceus*. *an* After, *ct* Ctenidium, *dr* Drüse, *go* Geschlechtsöffnung, *no* Nephridialöffnung, *pa* Parapodium, *rhin* Rhinophora.

Fig. 13. *Oscanius*. Schema, das die Art der Kiemenfaltung zeigen soll.

Fig. 14. *Pleurobranchea meckelii*. A Seitenansicht. *an* After, *ct* Ctenidium, *dr* Drüse, *f* Fuß, *go* Geschlechtsöffnung, *n* Nephridialöffnung, *p* Saum von Fortsätzen, *rhin* Rhinophoren. B Schwimmstellung. *m* Metapodium. C Vergrößerte Ansicht der vor der Kieme gelegenen Drüse. Die Pfeile zeigen die Richtung des Wasserstromes an.

Fig. 15. Lage des Afters und der Nephridialöffnung zur Kieme. A ursprüngliche Anordnung. B Verhalten bei *Aplysia*. C bei *Oscanius*. D bei *Pleurobranchea*.

Fig. 16. *Umbrella mediterranea*. *an* After, *c* Spalte im Fuße, *ct* Ctenidium, *f* Fuß, *m.pr* Mantelfransen, *rhin* Rhinophora, *sh* Schale.

Fig. 17. *Umbrella med.* Äußere Ansicht und Schnitt durch den Mantelrand. *dr*<sup>1</sup> und *dr*<sup>2</sup> Drüsen, *o* Öffnung der Drüsen, *se* das Epithel, welches die Schale erzeugt, *sh* Schale.

Fig. 18. *Acera bullata*. A Seitenansicht. *rhin* Rhinophoren. B Querschnitt der Kopfregion. B Querschnitt der Kopfregion durch die Rhinophoren.

Fig. 19. *Bulla striata*. C Kopfschild, *rhin* Rhinophoren, *pa* Parapodien.

Fig. 20. *Acteon*. *an* After, *op* Operculum.

Fig. 21. Schema zur Erläuterung des hypothetischen Überganges von der Kieme von *Aplysia* (A) zu der von *Oscanius* (D).

# Die Muskulatur von Chiton.

Von

Lillian V. Sampson.

Mit 4 Figuren im Text.

---

Die Arbeit über die Muskulatur von Chiton wurde im Laboratorium der Universität Zürich angefangen und zum Teil dort unter der freundlichen Mitwirkung von Herrn Professor LANG und Herrn Dr. FIEDLER ausgeführt. Herrn Professor LANG verdanke ich das Material, das er größtenteils aus Neapel kommen ließ. Die Arbeit wurde im Bryn Mawr College fortgesetzt unter der Aufsicht des Herrn Professor MORGAN; einige Chitonexemplare, die er aus Jamaika mitgebracht hatte, waren von großem Wert für mich, insofern ich an ihnen bestätigt fand, was ich bei den viel kleineren neapolitanischen Species gefunden hatte. In dem folgenden vorläufigen Bericht über die Resultate meiner Untersuchung werde ich so kurz als möglich die hauptsächlichen Muskeln der Schalen, des Fußes und des Mantels von Chiton olivaceus, einer der neapolitanischen Species beschreiben.

Zunächst muß ich auf das Verhältnis der acht Schalen zu einander eingehen. Die Schalen II bis VII inklusive (von vorn nach hinten gezählt) sind gewölbte Streifen auf der dorsalen Körperoberfläche; ihr vorderer und hinterer Rand sind annähernd parallel; die Seitenränder bilden eine Linie zu beiden Seiten des Tieres, sie setzen sich in den Vorderrand der ersten und in den Hinterrand der achten Schale fort, welche beide die abgerundeten Enden des Körpers bilden (Fig. 1). Diese äußersten Schalen wölben sich so über die Enden des Tieres, daß sie eher Teilen einer Kugeloberfläche als Streifen vergleichbar sind. Der Mantel bildet einen schmalen Saum um die freien Ränder der Schalen. Soviel

sieht man von der Dorsalseite. Am vorderen Rande jeder Schale (mit Ausnahme der ersten) findet sich an beiden Seiten ein Vorsprung (Apophyse) (Fig. 1 und 2), der unter die nächst vordere

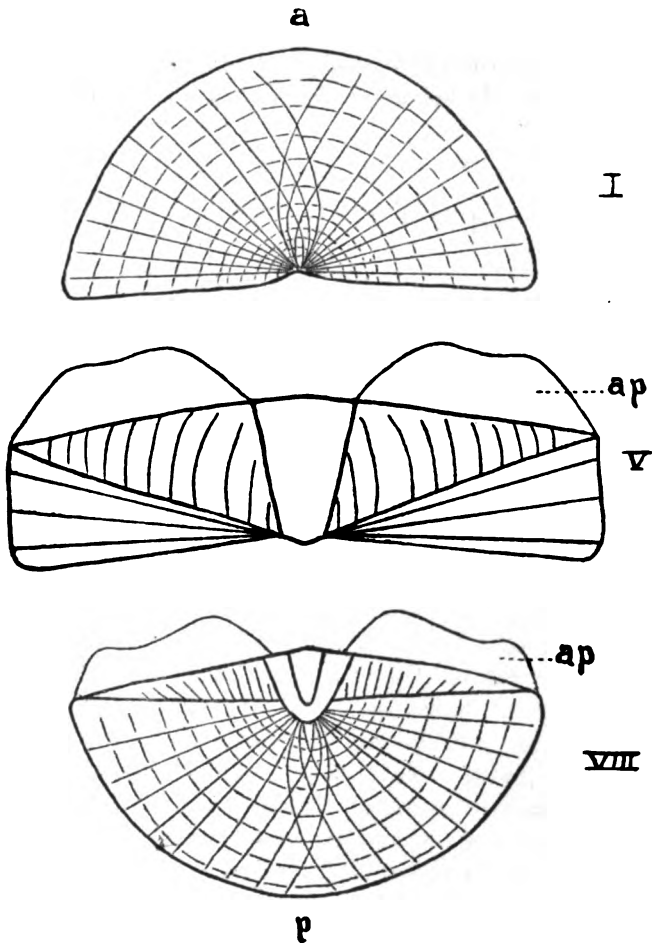


Fig. 1. Schalen I, V und VIII losgelöst und von der Dorsalseite gesehen. *a* vorn *ap* Apophyse, *p* hinten.

Schale greift. Die meisten Muskeln der Schale, des Fußes und des Mantels sind an die ventrale Fläche der Schale oder an die dorsale der Apophyse angeheftet.

#### Die Muskeln der Schalen.

Die Muskeln, welche bei der Kontraktion und Extension von Chiton die Lage der Schalen zu einander verändern, liegen den

Schalen ventral unmittelbar an. Es sind: 1) Ein medianer dorsaler Muskel (Fig. 2 u. 3 *md*), der aus einer Reihe von Abschnitten besteht, von welchen jeder einer Schale (mit Ausnahme der letzten) entspricht und die vorderen Ränder zweier aufeinander folgender Schalen verbindet, während einige Fasern anscheinend ununterbrochen ventral von diesen Anheftungsstellen hinstreichen. Der Muskel unter der ersten Schale (Fig. 2) teilt

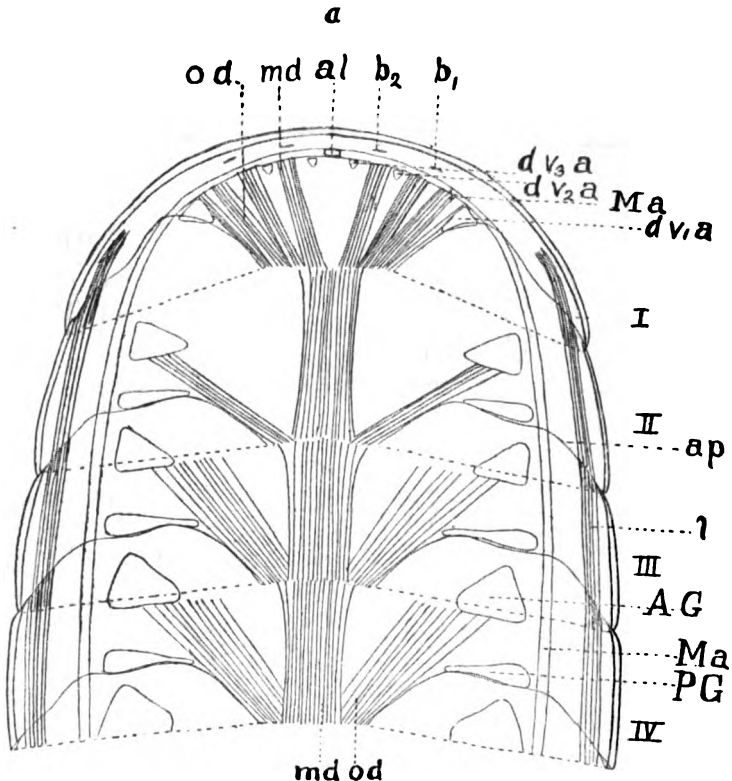


Fig. 2. Schema des Vorderendes von Chiton nach Entfernung der Eingeweide und der Muskeln des Fußes und des Mantels von der Ventralseite gesehen. *a* vorn, *AG* Anheftungsstelle der vorderen Gruppe der Muskeln des Fußes unter IV, *al* Anheftungsstelle des Medianmuskels der vorderen Lippe, *ap* Apophyse, *b1* Anheftungsstelle der äußeren, *b2* der inneren Gruppe der Buccalmuskeln, *dv3a* Anheftungsstelle des Dorsoventralmuskels unter I, welcher den Lateropodalmuskeln der anderen Schalen entspricht, *dv2a* Anheftungsstelle der äußeren Gruppe der vorderen Dorsoventralfasern, *dv1a* Anheftungsstelle der inneren Gruppe der vorderen Dorsoventralfasern, *l* seitlicher Längsmuskel der Schalen, *Ma* Anheftungsstelle des innersten Mantelmuskels, *md* medianer Dorsalmuskel der Schalen, *od* schräger Dorsalmuskel der Schalen, *p* hinten, *PG* Anheftungsstelle der hinteren Gruppe der Muskeln des Fußes unter IV.

sich in zwei Hälften, die von der Anheftungsstelle an der zweiten Schale aus divergieren, so daß sie beide seitlich unter der ersten Schale enden, da wo diese sich über das vordere Ende des Körpers wölbt. 2) Ein Paar schiefer dorsaler Muskeln, die jeden der Abschnitte des medianen Längsmuskels begleiten (Fig. 2 *od*). Diese Muskeln sind an ihrem Hinterende in der Nähe der Längsmuskeln befestigt, in der Mitte des vorderen Randes der Schale, welche auf diejenige folgt, unter der der Muskel hinzieht; vorn sind die Muskeln an die Ventralfläche der Schale, welcher sie entsprechen, angeheftet, etwas entfernt von der Mittellinie, nahe den Apophysen. 3) Eine Serie von Längsmuskeln an den Seiten (Fig. 2 u. 3 *d*), die von der Dorsalfläche der Apophysen zur Ventralfläche der nächst vorderen Schale gehen. Wie bei dem Medianmuskel, so verlaufen auch hier einige Fasern kontinuierlich unter den übereinander greifenden Rändern der aufeinander folgenden Schalen. 4) Ein Polster von Muskeln, das die Apophysen jeder Schale auf der Dorsalseite bedeckt und also zwischen den übereinander greifenden Teilen zweier aufeinander folgender Schalen liegt; die Fasern am vorderen seitlichen Rande des Polsters (Fig. 3 *c*<sub>1</sub>) liegen in der Transversalebene und verlaufen schräg zur Mittellinie, von der Apophyse der hinteren Schale zur vorderen Schale. Die übrigen Fasern kann man in zwei Gruppen einteilen, die beide ebenfalls schräg verlaufen. Die eine Gruppe liegt in der Sagittalebene; vorn sind sie an die hintere, hinten an die vordere Schale angeheftet. Zwischen der hinteren Schale und der hinteren Anheftungsstelle der Fasern befindet sich ein Raum, der von der zweiten Gruppe von Fasern eingenommen wird (Fig. 3 *c*<sub>2</sub>), welche in der Horizontalebene liegen. Sie sind auch mit ihren vorderen Enden an die hintere Schale geheftet, verlaufen zur Seite und nach hinten und heften sich mit ihren hinteren Enden an die vordere Schale.

### Die Muskeln des Fußes.

Der Fuß wird von verschiedenen Gruppen von Muskeln versorgt, die unter den Schalen IV, V, VI identisch sind. Einige der Fasern erfahren unter III eine kleine Unterbrechung ihres Verlaufes durch Buccalmuskeln; unter VII beeinflussen die Ausführungsgänge der Fortpflanzungs- und Exkretionsorgane und die Verbindung zwischen Kiemenvenen und Vorkammern des Herzens die Anordnung. Die Endlage der ersten und der letzten Schale

bringt eine abweichende Anordnung in den entsprechenden Körperregionen mit sich, und endlich modifizieren die Buccalmasse unter II und der Mund, der teils unter I, teils unter II liegt, das gewöhnliche Verhalten.

Da das Tier bilateral symmetrisch ist, kann ich mich auf die Beschreibung der Muskeln einer Seite beschränken.

Die Anordnung, die man unter den Schalen IV, V, und VI findet, kann als [typisch betrachtet werden; dort kommen zwei Gruppen von Muskeln vor, die an der Schale be-

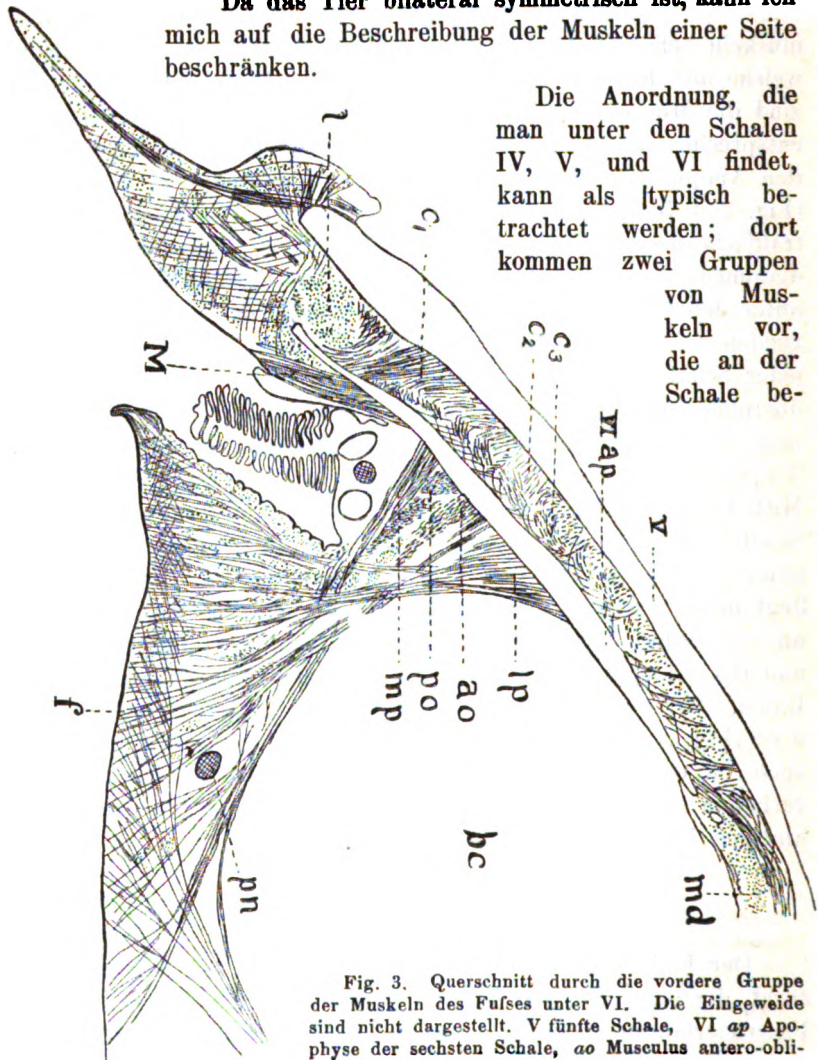


Fig. 3. Querschnitt durch die vordere Gruppe der Muskeln des Fußes unter VI. Die Eingeweide sind nicht dargestellt. V fünfte Schale, VI ap Apophyse der sechsten Schale, ao Musculus antero-obliquus, ap Apophyse, bc Leibeshöhle, c<sub>1</sub> schräge Muskelfasern des Polsters in der Transversalebene, c<sub>2</sub> schräge Muskelfasern des Polsters in der Sagittalebene, c<sub>3</sub> schräge Muskelfasern des Polsters in der Horizontalebene, f Fuß, l seitlicher Längsmuskel der Schalen, lp Musculus latero-pedalis, M innerer Muskel des Mantels, md medianer Dorsalmuskel der Schalen, mp Musculus medio-pedalis, pn Pedalnerv, po Musculus postero-obliquus.

Muskelfasern des Polsters in der Sagittalebene, c<sub>3</sub> schräge Muskelfasern des Polsters in der Horizontalebene, f Fuß, l seitlicher Längsmuskel der Schalen, lp Musculus latero-pedalis, M innerer Muskel des Mantels, md medianer Dorsalmuskel der Schalen, mp Musculus medio-pedalis, pn Pedalnerv, po Musculus postero-obliquus.

festigt sind, an den in Fig. 2 bezeichneten Stellen (*AG*, *PG*). In beiden Gruppen finden sich drei Muskeln, die von der Ventralfläche der Schale in den Fuß gehen. Der innere, ein dorsoventraler Muskel (Fig. 3 *lp*), versorgt den Teil des Fußes, der außerhalb des Pedalnerven liegt (Fig. 3 *pn*); nach seiner Lage kann man ihn den „Musculus latero-pedalis“ nennen; der äußere oder „Musculus medio-pedalis“ (Fig. 3 *mp*) verläuft von der Schale zum mittleren Teil des Fußes, er kreuzt die Fasern des Latero-pedalis und versorgt den innerhalb des Pedalnerven gelegenen Teil des Fußes; einige Fasern gehen noch über die Mittellinie hinaus, die meisten aber bleiben in der Fußsohle auf der Seite, auf welcher sie entsprangen. Zwischen dem inneren und dem äußeren verläuft noch ein schräger Muskel von der Schale nach vorn in den Fuß; ich werde ihn den „Musculus antero-obliquus“ der Gruppe nennen. Die entsprechenden Muskeln der zwei Gruppen (der hinteren und der vorderen) haben zwar im allgemeinen gleiche Richtung, weichen aber doch in ihrer relativen Lage etwas von einander ab. In der vorderen Gruppe findet sich außer diesen drei Muskeln noch ein zweiter schräger Muskel, dessen Anheftungsselle (Fig. 3 *po*) nach innen zu unmittelbar neben der des Musculus medio-pedalis liegt; er geht nach hinten in den Fuß; es ist der Musculus postero-obliquus.

Unter der achten Schale besteht eine Hauptabweichung von der typischen Muskelanordnung im gänzlichen Fehlen des Musculus postero-obliquus, was sich aus der Lage und Gestalt dieser Schale erklärt; der Musculus antero-obliquus dagegen ist stärker entwickelt als die entsprechenden Muskeln unter den typischen Schalen. Unter der achten Schale sind ferner die Muskeln nicht deutlich in eine vordere und eine hintere Gruppe geschieden, sondern die Fasern des Latero-pedalis, des Medio-pedalis und des Antero-obliquus bilden je einen fast kontinuierlichen Muskel, dessen Anheftungsfeld von der Stelle, die der vorderen Gruppe anderer Schalen entspricht, bis zum hinteren Ende der Schale reicht. Die Muskeln der beiden Seiten nähern sich einander in dem Maße, wie Körper und Schale schmaler werden; unter VIII endlich findet man einen breiten horizontalen Muskel der an der inneren Fläche des hinteren Teils der Schale inseriert ist, nahe der Mittellinie zu beiden Seiten des Darms; er geht nach vorn in den Fuß.

Wie zu erwarten, fehlen die Antero-obliqui unter der ersten und zweiten Schale; abgesehen davon ist die Anordnung der Muskeln unter II ebenso wie unter den anderen Schalen, nur



daß die Anheftungsstelle der vorderen Muskelgruppen etwas weiter nach hinten gerückt ist als bei den anderen Schalen (cf. Fig. 2).

Auf der Ventralseite des Tieres liegt in der Region der ersten und der vorderen Hälfte der zweiten Schale der Kopfabschnitt, in dessen Mitte sich der Mund mit seinen kreisförmigen Lippen befindet; die Muskulatur gehört hier also diesen Organen an und nicht dem eigentlichen Fuße. Doch erstrecken sich zwei Muskeln, die an diese beiden vordersten Schalen angeheftet sind, bis in den Fuß hinein: ein starker schräger Muskel (Fig. 4 *ob*), der von der ersten Schale ausgeht, unmittelbar vor dem darunter liegenden Rande der zweiten (und zwischen dorsoventralen Fasern, auf die ich gleich eingehen werde). Dicht hinter diesem schrägen Muskel ist ein gleichgerichteter an der Apophyse von II angeheftet. Der erste liegt diesem zweiten Muskel ventral an, beide vereinigen sich und treten als ein Muskel in den Fuß.

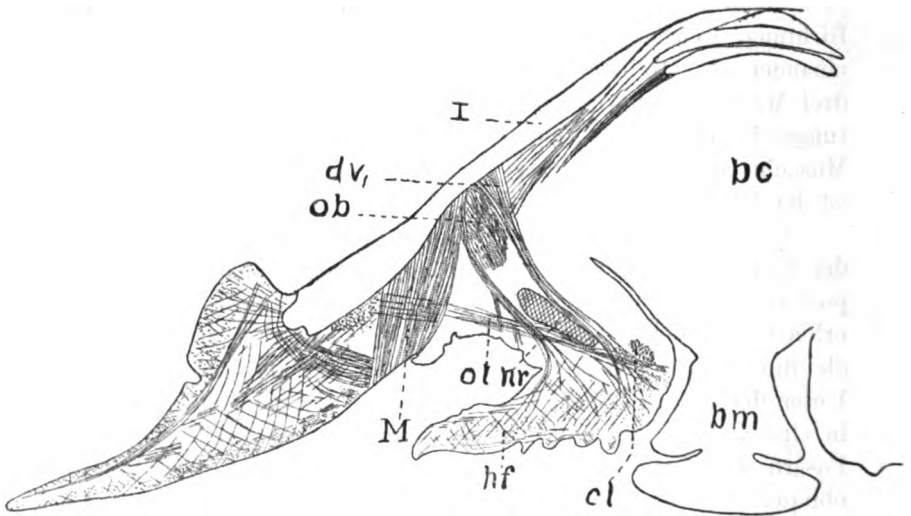


Fig. 4. Querschnitt durch die Gegend des Mundes. I erste Schale, *bc* vorderer Teil der Leibeshöhle, wo die Buccalmasse liegt, *bm* Teil der Buccalmasse, aus dem Mund vordringend, *ot nr* ringförmige Muskeln der Lippe, *dv*, Dorsoventralmuskel unter I, den Latero-pedales der anderen Schalen entsprechend, *hf* Kopfabschnitt des Fußes, *M* innerer Muskel des Mantels, *nr* Nervenring, den Mund umgebend, *ob* schräger Muskel, von I in den Fuß verlaufend, *cl* schräger Muskel, den Medio-pedales der anderen Schalen entsprechend.

Andere Muskeln unter I (Fig. 4) entsprechen in ihrer Lage dem *M. latero-pedalis* und dem *M. medio-pedalis* unter den anderen Schalen. Dem vorderen und hinteren Latero-pedalis entsprechen Gruppen dorsoventraler Fasern, die die seitlichen Teile

des Kopfabschnittes versorgen, und in der Gegend des Mundes zum Teil auch die Lippen. Die Fasern verlaufen etwas schräg, da ihre Anheftungsstelle von der Buccalmasse zum seitlichen Rande der Schale gedrängt wird. Die hintersten dieser Fasern (Fig. 4 *dv*<sub>1</sub>) umgehen den großen schrägen Muskel, der von der ersten Schale in den Fuß verläuft, und den Nervenring, der den Mund umgiebt (Fig. 4 *ob* und *nr*). Die Fasern, welche dem *M. medio-pedalis* entsprechen, sind nahe dem äußeren Rande der Schale befestigt (Fig. 4 *ol*), sie sind nicht in eine vordere und hintere Gruppe geschieden. Auch die Teilung der dorsoventralen Fasern in zwei Gruppen ist nicht scharf; die beiden Gruppen folgen dicht aufeinander und auch zwischen ihnen kommen noch einzelne Fasern vor. Hierin gleicht die Muskelanordnung unter der ersten Schale der unter der achten.

Zwei ideale Linien, welche auf beiden Seiten die Anheftungsstellen der *M. latero-pedales* (und der Dorsoventralmuskeln der ersten Schale) verbinden würden, müßten sich, in dem Maße wie die Breite des Körpers abnimmt, einander nähern, wie unter der achten Schale. Auf diesen Linien würden außer den bereits beschriebenen Muskeln die Anheftungsstellen zweier dorsoventraler Muskeln, die zur Kopffalte gehen, liegen (Fig. 2 *dv*<sub>1</sub>*a* und *dv*<sub>3</sub>*a*).

Zwischen diesen beiden Muskeln und zwischen dem hinteren von ihnen und dem bereits beschriebenen Dorsoventralmuskel gehen zwei starke Muskeln, die am Vorderende der ersten Schale befestigt sind, zur Buccalmasse. Derjenige Dorsoventralmuskel, welcher der Mittellinie und also dem entsprechenden Muskel der anderen Seite am nächsten liegt, wird von diesem nur durch einen medianen Muskel, der zur Vorderlippe geht, getrennt (er ist bei *al* Fig. 2 angeheftet). Die Lippen werden ferner von folgenden Muskeln versorgt: von einem medianen Horizontalmuskel, der von der unteren Fläche des Vorderendes der ersten Schale zur vorderen Lippe geht, von Ringmuskeln in den hinteren und seitlichen Teilen der Lippe (Fig. 4 *cl*) und von Muskeln, die von der vorderen und der hinteren Lippe nach vorn und nach hinten ausstrahlen.

### Die Muskeln des Mantels.

Der Teil des Mantels, welcher unmittelbar an den Mantelraum angrenzt, wird von dem in Fig. 3 und Fig. 4 bei *M* dargestellten Muskel eingenommen. Seine Lage ist aus Fig. 3 er-

sichtlich; er ist mit einem Ende an der unteren Fläche der Schale befestigt, im ganzen Umkreis des Mantels, d. h. rings um das ganze Tier (Fig. 2 *Ma*). Andere Muskeln gehen vom Rand der Schale in den äußersten Rand des Mantels (cf. Fig. 3 und 4); es kommen auch Längsfasern vor und auf Querschnitten sieht man einzelne andere Fasern, die einander unter rechtem Winkel kreuzen, die aber gegen die Dorsoventralebene des Körpers schräg geneigt sind.

---

# Zur Morphologie der Centralspindel.

Von

Dr. L. Drüner,

Assistent am anat. Inst. zu Jena.

---

Angeregt durch die grundlegenden Untersuchungen von VAN BENEDEN<sup>1)</sup> und BOVERI<sup>2)</sup>, namentlich durch die ideenreichen Arbeiten des letzteren, habe ich mir bei der Untersuchung von Kernteilungen beim Salamander und Triton folgende Frage vorgelegt. Durch welche Kräfte werden die Centrankörperchen von einander entfernt und im Moment der stärksten Anspannung der Mantelfasern in ihrer Lage gegen die Wirkung derselben fixiert? Welche Kräfte wirken der Kontraktion der Mantelfasern<sup>3)</sup> (so will ich die von jedem der beiden Pole zu jedem der Chromosomen ziehenden kontraktilen, peripheren Fasern der Spindel bezeichnen) entgegen?

Diese Frage war für die Kernteilung des Eies von *Ascaris megalocephala* in befriedigender Weise gelöst. Unter den von den Polen ausgehenden Strahlen bilden sich bestimmte Gruppen, die cônes antipodes, stärker aus, sie gewinnen Ansatzpunkte an der

---

1) EDOUARD VAN BENEDEN, *Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire*. Paris 1883.

E. VAN BENEDEN et A. NEY, *Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotique*. Leipzig 1887.

2) Zellenstudien. Diese Zeitschr. a) 1888, b) 1890.

3) Sie sind von den Fasern der Centralspindel namentlich auf Querschnitten durch ihre größere Dicke sehr leicht zu unterscheiden. Im Hoden vom Salamander werden sie durch 12 von 2 starken Fasern eingefasste Bänder gebildet. Im Ei von Triton zeigt sich ein anderes Verhalten. Hier verläuft in jedem Bändchen mitten eine dickere kontraktile Faser.

Membran der Zelle. Ihre Kontraktion verursacht die Entfernung der Centrosomen und dadurch die Bildung der Äquatorialplatte und das schließliche Auseinanderweichen der gespaltenen Chromosomen. Der Zustand der stärksten Anspannung der wirksamen Kräfte markiert sich an der Eihaut durch eine kreisförmige Einziehung ihrer Oberfläche (vergl. die Fig. 64 a, b und 84 b BOVERI's l. c. a.).

FLEMMING<sup>1)</sup> glaubt die Annahme, daß die „centrifugale Verkürzung der Polstrahlen, speziell derer der Antipodenkegel, das Auseinanderweichen der Pole bedingt“, auch für andere Formen der Kernteilung und speziell für die des Salamanders machen zu dürfen.

Dieser Anschauung FLEMMING's kann ich nicht zustimmen, denn der Nachweis dessen, was für diese Annahme beim Ascarisei ausschlaggebend ist, der maßgebenden Beziehung der Polstrahlen zur Membran der Zelle scheint mir nicht erbracht zu sein, wenigstens finde ich bei FLEMMING nichts darauf Bezügliches. Der Vergleich der Polstrahlung bei den verschiedenen Arten der Karyokinese beim Salamander und bei Triton hat mich zu der entgegengesetzten Überzeugung geführt, daß es hier nämlich die centrifugale Verkürzung der Polstrahlen nicht sein kann, welche die Entfernung der Pole hervorbringt. Dies wird bewiesen: 1) Durch das späte Auftreten derselben zu einer Zeit, wo die Entfernung der Pole schon erheblich zugenommen hat (vgl. die Figuren HERMANN's<sup>2)</sup> 4—10). 2) Durch die Verschiedenheit ihrer Ausbildung bei verschiedenen Zellarten. 3) Durch den Mangel fester Ansatzpunkte der Polstrahlen an der Zellmembran. Im Ei von Triton alpestris fehlen dieselben wenigstens in den von mir untersuchten Stadien in vielen Zellen ganz.

Von irgend welchen Zugwirkungen der Polstrahlen dürfte doch wohl aber nur dann die Rede sein, wenn sich überall zwei Ansatzpunkte für jeden Strahl, zwischen denen sie sich äußern können, nachweisen lassen.

Die Vermutung, daß in der Centralspindel die eigentliche Ursache für das Auseinanderweichen der Pole und für die Fixierung der Polkörperchen gegen den Zug, der zwischen Chromosomen und Pol wirkenden Mantelfasern zu suchen sei, lag nach den Untersuchungen von FLEMMING und HERMANN (l. c. <sup>1)</sup> u. <sup>2)</sup>, die an

1) Archiv für mikr. Anat., 1891, S. 726.

2) Arch. f. mikr. Anat., 1881. Beiträge zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel.

einer Reihe von anderen Objekten durch viele Forscher bestätigt wurden, sehr nahe.

Durch die auf diesen Punkt gerichteten Untersuchungen glaube ich beweisen zu können, daß die Centralspindel thatsächlich der Stützapparat ist, der die Pole nicht nur gegen einander fixiert, sondern auch durch Wachstum ihre Entfernung von einander bedingt.

Dünne, einer Medianebene parallele Schnitte durch die Spindel während des Stadiums des Monasters kurz vor der Metakinese im Salamanderhoden (homöotypische Form) bieten eine eigentümliche Gestaltveränderung der Centralspindel dar: Das Verhältnis von Länge und Breite hat sich erheblich zu Gunsten der letzteren geändert.

Die Biegung der Verbindungsfäden ist in der Gegend des Äquators stets am stärksten. Dies zeigt sich in diesem Stadium aber erheblich mehr ausgeprägt als vorher und nachher. Es ist das Bild eines von den Polen aus zusammengedrückten Bündels feiner elastischer Stäbe. Ist die Spaltung der Doppelchromosomen vollendet, so verschwindet dies Bild der Spannung wieder. Die Centralspindel nimmt für einen Augenblick wieder ihre frühere gestrecktere Gestalt an, um dann zuerst in der Äquatorialgegend in körnige Auflösung überzugehen.

In dieser Erscheinung erblicke ich ein Äquivalent für die elastische Einziehung der Kernmembran am *Ascarisei* im Augenblick der höchsten Spannung kurz vor der Entfernung der Tochterchromosomen von einander.

Paßt der Vergleich mit einem Bündel elastischer Stäbe, so wird man auf dem Querschnitt zur Zeit der höchsten Spannung im Monasterstadium ein Voneinanderweichen der Faserquerschnitte der Centralspindel in der Mitte und eine Ansammlung derselben an der Peripherie erwarten müssen.

Dies habe ich durch meine Untersuchungen bestätigt gefunden. Äquatoriale Querschnitte durch Centralspindeln kurz vor der Beendigung der Monasterbildung zeigen die Centralspindelfasern in einem den Raum zwischen den noch nicht ganz regelmäßig sternförmig angeordneten Chromosomen ausfüllenden unregelmäßig runden Bezirk gleichmäßig verteilt.

Dieser Bezirk ist im Stadium des vollendeten Monasters verbreitert und zeigt eine Anhäufung der Centrifaserquerschnitte in der Peripherie, ja zum Teil sind sie zwischen die Mantelfasern

und die Chromosomen gerückt. Die Mitte des Bezirks zeigt eine erhebliche Verminderung der Faserquerschnitte, sie rücken hier auseinander. Nach vollendeter Trennung der Tochterchromosomen zeigen Querschnitte das frühere Verhalten der gleichmäßigen Verteilung der Fasern. Der Vergleich mit einem Bündel elastischer Stäbe paßt nur in einem Punkt nicht: Die Fasern der Centralspindel besitzen die Fähigkeit zu wachsen.

Dies Verhalten wurde am Salamanderhoden und am Tritonei festgestellt.

Die Gestalt der Centralspindel entspricht der Belastung ihrer Fasern.

Dies gilt nicht nur für die ausgebildete Form, sondern hieraus leitet sich zugleich das Gesetz für ihre Bildung ab.

Es bilden sich diejenigen Fasern zuerst aus, welche für die Funktion der stützenden Fixierung die wirksamsten sein müssen. Die Spindel zeigt daher auch an der Seite, wo die meisten Chromosomen liegen, die stärkste Ausbildung ihrer Fasern und die stärkste Biegung derselben. Dies zeigen außer den Figuren meiner demnächst zu veröffentlichenden Tafeln z. B. die Figuren 7 u. 9 von HERMANN, namentlich aber die Fig. 27—29 von FLEMMING.

Damit gewinnt dieser Vorgang mit demjenigen bei der Ausbildung der Knochenbälkchen in der Richtung der Druck- und Zugkurven große Ähnlichkeit. Das Prinzip der Kraft- und Materialersparnis herrscht auch hier.

Welche Folgerungen ergeben sich aus dem Vergleich mit den gleichen Vorgängen am Ei von *Ascaris megalocephala*?

Daß die Gestaltung des um jedes Centrosoma herum der Anlage nach vorhandenen, ursprünglich gleichmäßig nach allen Richtungen hin ausgebildeten Strahlensystems in verschiedenen Fällen eine ganz verschiedene sein kann.

Nach den Untersuchungen von BOVERI und VAN BENEDEN fehlt bei *Ascaris* eine Centralspindel. Wenn es auch anzunehmen ist, daß einzelne Fasern auch hier von Pol zu Pol kontinuierlich fortlaufen, so sind diese ebenso sicher funktionell nicht dem ausgebildeten Stützorgan der Salamanderspermatocyten gleichwertig. Die Fixierung der Pole, die stützende Funktion der Centralspindel des Salamanders, wird hier, bei *Ascaris*, durch die cônes antipodes, deren Funktion in einer Zugwirkung besteht, erreicht.

Je nach den gebotenen Bedingungen können sich also unter den ursprünglich der Anlage nach gleichen Strahlen, die vom

Centrosom ausgehen, ganz verschiedene Gruppen stärker ausbilden. Der Zweck, dem sie dienen, ist der gleiche, die Mittel, welche die Zelle anwendet, ihn zu erreichen, sind verschiedene, falls es erlaubt ist, eine teleologische Ausdrucksweise zu gebrauchen.

Die Festigkeit und Regelmäßigkeit der Eihülle macht die Anlage einer stützenden Centralspindel im *Ascarisei* überflüssig. Die Veränderlichkeit und Unregelmäßigkeit der Zellmembran in den Spermatoeyten von *Salamandra* und den Eiern von *Triton* würde eine Einrichtung wie die im *Ascarisei* nicht allein sehr unzweckmäßig erscheinen lassen, sondern läßt sie auch gar nicht zur Ausbildung kommen. Dafür werden gerade die stützenden Kräfte der Centrafasern zu größerer Vollkommenheit herangezüchtet.

Die Polstrahlung hat hier eine ganz andere Funktion. In den Eiern von *Triton* bemerkt man, sobald sie auftritt, eine ganz spezifische Wirkung auf die Stellung der Dotterkrystalloide: sie stellen sich subradiär und zwar mit ihrer Längsachse in die Richtung der Strahlen. Je stärker sie sich ausbildet, um so auffallender wird diese Erscheinung. Zugleich wird der von ihnen freie Raum um das Centrosoma immer größer, die Dotterkrystalloide werden durch die Polstrahlen fortgeschoben. So wird der Platz frei gemacht für die nun folgende Metakinese und Anaphase.

Man könnte daran denken, daß in anderen Zellen die Funktion der Polstrahlung sich in ihrer Bedeutung nur insofern von dem eben erörterten unterscheidet, daß hier die Zellmembran durch die Polstrahlung vor sich hergeschoben wird. Die Gestalt des Zellraumes wird so den Verhältnissen entsprechend verändert und zugleich die Orientierung der Centralspindel in der Mitte der Zelle erreicht.

#### Nachträgliche Bemerkung.

Soweit waren meine Untersuchungen gediehen, die Tafeln waren gezeichnet und die Fertigstellung der Arbeit für den Druck in nächster Aussicht, als mir vor einem Tage die große, an neuen interessanten Ideen so reiche Arbeit M. HEIDENHAIN's zuring<sup>1)</sup>.

Ich sehe in meinen Untersuchungen im allgemeinen eine Bestätigung für seine Theorie der ursprünglich gleichen Länge und

---

1) Arch. f. mikr. Anat., 1894, Hft. 3. Neue Untersuchungen über die Centraalkörper und ihre Beziehungen zum Kern- und Zellprotoplasma.



gleichen Spannung aller organischen Radian. Aus dieser ist die Funktion der Centralspindel ja ohne weiteres abzuleiten. Andererseits weichen meine Anschauungen im einzelnen wesentlich von denen M. HEIDENHAIN's ab. Namentlich über die Spannungsverhältnisse im Monasterstadium und den folgenden Phasen bin ich zu ganz anderen Vorstellungen gelangt (vergl. l. c. S. 715). Ich glaube, daß das hier entwickelte Gesetz der verschiedenen Ausbildung der Fasern je nach der Beanspruchung eine nicht unwichtige Ergänzung der Theorie HEIDENHAIN's bildet, um sie für den einzelnen Fall anwendbar zu machen.

---

**Jahresbericht**  
der  
**Medicinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft**  
zu Jena

für das Jahr 1893 erstattet von

**Johannes Walther,**  
d. Z. I. Vorsitzenden.

---

Im Laufe des vergangenen Jahres 1893 fanden 15 Gesamtsitzungen im Hörsaal des Physikalischen Institutes, und 9 Sitzungen der Sektion für Heilkunde in den Räumen des Landkrankenhauses statt. In den Gesamtsitzungen wurden 25, in den Sitzungen der Sektion für Heilkunde 20 Vorträge und Demonstrationen gehalten, nämlich:

1. Gesamtsitzung am 6. Januar.

Herr W. MÜLLER: Über Sphenocephalie.

1. Sitzung der Sektion für Heilkunde am 12. Januar.

Herr B. S. SCHULTZE: Über Carcinoma uteri.

„ SCHÄFER: Über Encephalopathia saturnina.

2. Gesamtsitzung am 20. Januar.

Herr KESSEL: Über die Physiologie des äußeren Ohres.

„ REGEL: Über die Fauna von Thüringen I.

2. Sitzung der Sektion für Heilkunde am 26. Januar.

Herr GÄRTNER: Über die Choleraepidemie in Nietleben.

„ RIEDEL: Über Magen fisteln.

3. Gesamtsitzung am 3. Februar.

Herr REGEL: Über die Fauna von Thüringen II.

„ PULFRICH: Demonstration des ABBE-FITZEAU'schen Dilatometers.

## 3. Sitzung der Sektion für Heilkunde am 9. Februar.

Herr PURRUCKER: Über Darmwandbrüche.

„ WAGENMANN: Über die Beziehungen der Akromegalie zu Angenerkrankungen.

## 4. Gesamtsitzung am 17. Februar.

Herr BÜSGEN: Über Pilzkeimungen.

„ VERWORN: Über die Physiologie des Gleichgewichtes.

## 4. Sitzung der Sektion für Heilkunde am 23. Februar.

Herr OVERWEG: Über Herpes zoster.

„ MATTHES: Über Hypnose bei multipler Neuritis.

„ GUMPRECHT: Demonstration von Blutpräparaten.

## 5. Sitzung der Sektion für Heilkunde am 9. März.

Herr BINSWANGER: Über traumatische Neurose.

„ RIEDEL: Über Nierenbeckensteine und Kotsteine.

## 5. Gesamtsitzung am 28. April.

Herr WINKELMANN: Über Drehströme.

„ BIEDERMANN: Über Zellströme.

## 6. Sitzung der Sektion für Heilkunde am 4. Mai.

Herr STINTZING: Über Pseudohypertrichosis lanuginosa.

„ KREHL: Über Fettentartung des Herzens.

## 6. Gesamtsitzung am 12. Mai.

Herr LEUBUSCHER: Über die Physiologie der Magenverdauung.

„ SEMON: Über die Charakterformen der australischen Region.

## 7. Gesamtsitzung am 2. Juni.

Herr E. HAECKEL: Über die pelagische Fauna von Messina.

„ PFRIFFER: Über die Bildung der Pentosen in den Pflanzen.

## 8. Gesamtsitzung am 16. Juni.

Herr STAHL: Über bunte Laubblätter.

## 9. Gesamtsitzung am 30. Juni.

Herr KÜKENTHAL: Über die Entwicklung der Wale.

„ v. BARDELEBEN: Über Massenuntersuchung von Hyperthelie beim Manne.

## 10. Gesamtsitzung am 14. Juli.

Herr WETTE: Über Kropfsymptome und Kropfbehandlung.

## 11. Gesamtsitzung am 28. Juli.

Herr ABBE: Über die Theorie der Schatten.

„ REGEL: Über Glacialerscheinungen in Baden und am Bodensee.

## 12. Gesamtsitzung am 3. November.

Herr FÜRBRINGER: Über Schutzfärbung bei Schmetterlingen.

## 7. Sitzung der Sektion für Heilkunde am 9. November.

Herr PURBUCKER: Über Hauthypertrophie in der Nackengegend.

„ MATTHES: Über LANDRY'sche Paralyse.

„ RIEDEL: Demonstration.

## 13. Gesamtsitzung am 17. November.

Herr EBER: Über die sanitäre und forensische Bedeutung zersetzter animalischer Nahrungsmittel.

## 8. Sitzung der Sektion für Heilkunde am 23. November.

Herr WAGENMANN: Über Bindehautpolypen.

„ WETTE: Über Steißbeinfisteln.

## 14. Gesamtsitzung am 1. Dezember.

Herr B. S. SCHULTZE: Über eine Echinococcus-Operation.

„ KNOPF: Über die physikalische Beschaffenheit der Sonne.

## 9. Sitzung der Sektion für Heilkunde am 7. Dezember.

Herr LEUBUSCHER: Über den Einfluß des Nervus vagus auf die Magenverdauung.

„ BINSWANGER: Über juvenile progressive Paralyse.

## 15. Gesamtsitzung am 15. Dezember.

Herr WINKELMANN: Über physikalische Eigenschaften einiger Gläser.

„ E. HAECKEL: Über die Stammesgeschichte der Ctenophoren.

Auf Grund von Vorschlägen des Vorsitzenden, der Tauschkommission oder einzelner Mitglieder wurden in dem geschäftlichen Teil der Gesamtsitzungen u. a. folgende Beschlüsse gefaßt:  
 Am 20. Januar 1893: in Schriftenaustausch zu treten mit der Société scientifique du Chili in Santiago.

Am 14. Juli 1893: das Reisewerk des Herrn Professor Dr. SEMON: „Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel“ als laufende Bände der Denkschriften herauszugeben.

Am 28. Juli 1893: den neuen Verlagsvertrag mit Herrn Buchhändler G. FISCHER über die Herausgabe der Denkschriften anzunehmen;  
 in Schriftentausch zu treten mit der Naturkundige Vereeniging in Nederlandsch-Indie zu s'Gravenhage;  
 den Tauschverkehr unter die Aufsicht eines besonderen Bibliothekars zu stellen.

Am 17. November 1893: auf Vorschlag der Revisionskommission die neuerevidierten Statuten anzunehmen;  
 beim Großherz. Staatsministerium um die Verleihung der Rechte einer Juristischen Person nachzusuchen.

Am 1. Dezember 1893: in Tauschverkehr zu treten mit der Royal Society of Victoria zu Melbourne und der Linnean Society of New South Wales zu Sydney.

Eine größere Anzahl von Tauschgesuchen wurde abgelehnt.

In der Sitzung des Großherz. Staatsministeriums vom 6. Dezember wurden von Sr. K. Hoheit dem Großherzog der Gesellschaft die Rechte einer Juristischen Person verliehen.

Im Laufe des Jahres erschienen von den Schriften der Gesellschaft:

Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, Bd. 27, Heft 3, 4.

Bd. 28, Heft 1, 2.

Denkschriften der Med.-Naturw. Gesellschaft, Bd. 3, Heft 2.

Bd. 4, Heft 1.

Von der Zeitschrift kamen im Austausch, im Abonnement und auf buchhändlerischem Wege 237 Exemplare, von den Denkschriften etwa 60 Exemplare zur Versendung.

Als Geschenk oder im Tausch gegen diese beiden Publikationen erhielt die Gesellschaft Zusendungen von 108 wissenschaftlichen Gesellschaften und Redaktionen, nämlich von:

Ort:	Name der Gesellschaft, oder der Redaktion:	Schriften:
------	---	------------

#### Deutsches Reich.

1) Berlin	Physiologische Gesellschaft	Verhandlungen.
2) "	" "	Centralblatt für Physiologie.
3) "	Medicinische Gesellschaft	Verhandlungen.
4) "	Gesellschaft naturf. Freunde	Sitzungsberichte.
5) Bonn	Naturhistor. Verein d. Rheinlande	Verhandlungen.
6) Breslau	Schlesische Gesellschaft f. Vaterländische Kultur	Jahresberichte.
7) Danzig	Naturforschende Gesellschaft	Schriften.
8) Erlangen	Physik.-med. Societät	Sitzungsberichte.
9) Frankfurt a. M.	Senkenbergische naturf. Gesellsch.	Abhandlungen.
10) "	" " "	Berichte.
11) "	" " "	Kataloge.
12) Freiburg i. B.	Naturforschende Gesellschaft	Berichte.
13) Gießen	Zoologische Jahrbücher, Abt. für Systematik etc.	
14) "	" " " Abt. für Ontogenie etc.	
15) Halle	Kaiserl. Leopold. Carol. Akademie der Naturforscher	Verhandlungen.
16) "	Naturforschende Gesellschaft	Abhandlungen.
17) "	" " "	Berichte.
18) Hanau	Wetterauische Gesellschaft für die gesammte Naturkunde	Berichte.
19) Heidelberg	Morphologisches Jahrbuch.	
20) Kassel	Botanisches Centralblatt.	
21) "	Verein für Naturkunde	Berichte.
22) Königsberg i. Pr.	Physikal.-ökonomische Gesellsch.	Schriften.
23) Lübeck	Geograph. Gesellschaft und Naturhistor. Museum	Mitteilungen.

Ort:	Name der Gesellschaft, oder der Redaktion:	Schriften:
24) Lüneburg	Naturwissensch. Verein f. Lüneburg	Jahreshefte.
25) München	K. B. Akademie d. Wissenschaften Math.-Physik. Classe	Abhandlungen. Sitzungsberichte.
26) "	" "	Sitzungsberichte.
27) "	Ärztlicher Verein	Sitzungsberichte.
28) Münster	Westfälischer Provinzialverein für Wissenschaft u. Kunst	Jahresberichte.
29) Reinerz	Schlesischer Bädertag	Verhandlungen.
30) Wernigerode	Naturwissensch. Verein d. Harzes	Schriften.
31) Wiesbaden	Nassauischer Verein f. Naturkunde	Jahrbücher.
32) Würzburg	Physikalisch-Medic. Gesellschaft	Sitzungsberichte.

## Österreich-Ungarn.

33) Budapest	Ungarische Akademie der Wissen- schaften	Math. - Naturw. Berichte.
34) Graz	Naturw. Verein f. Steiermark	Mitteilungen.
35) Krakau	Akademie der Wissenschaften	Anzeiger.
36) Prag	K. Böhmisches Gesellschaft der Wissenschaften	Abhandlungen. Sitzungsberichte.
37) "	" "	Jahresberichte.
38) "	" "	
39) Triest	Società "Adriatica di Scienze Na- turali	Bollettino.
40) Wien	Kais. Akad. der Wissenschaften Math.-Naturw. Classe	Denkschriften. Anzeiger.
41) "	" "	Jahrbuch.
42) "	K. K. Geologische Reichsanstalt	Verhandlungen.
43) "	" "	Verhandlungen.
44) "	K. K. Zoolog. Botan. Gesellsch.	

## Schweiz.

45) Bern	Schweizer. Naturforsch. Gesellsch.	Denkschriften.
46) "	" " "	Verhandlungen.
47) "	" " "	Compte Rendu.
48) "	Naturforschende "Gesellschaft	Mitteilungen.
49) Genf	Institut National Gènevois	Mémoires.
50) "	" " "	Bulletin.
51) "	Société de "physique "et d'histoire naturelle	Mémoires.

## Italien.

52) Bologna	Accademia delle Scienze dell' Isti- tuto di Bologna	Memorie.
53) "	" " "	Rendiconto.
54) Florenz	Società "botanica Italiana	Nuovo giornale.
55) "	" " "	Bollettino.

Ort:	Name der Gesellschaft, oder der Redaktion:	Schriften:
56) Mailand	Società Italiana di Scienze Naturali	Atti.
57) Neapel	R. Accademia delle Scienze Fisiche e Matematiche	Atti.
58) "	" "	Rendiconti.
59) "	Zoologische Station	Mitteilungen.
60) Perugia	Accademia medico-chirurgica	Atti e Rendiconti.
61) Pisa	Società Toscana di Scienze Naturali	Atti.
62) "	" "	Processi verbali.
63) Turin	Archives Italiennes de Biologie.	
64) "	Archivio per le Scienze mediche.	
65) "	R. Accademia delle Scienze	Memorie.
66) "	" "	Atti.
67) "	" "	Osservazioni meteorologiche.

## Frankreich.

68) Caen	Société Linnéenne de Normandie	Bulletin.
69) Marseille	Musée d'histoire naturelle (Zoologie)	Annales.
70) Paris	Musée d'histoire naturelle	Archives.
71) "	Société zoologique de France	Mémoires.
72) "	" "	Bulletin.

## Belgien.

73) Brüssel	Académie R. des Sciences, des Lettres et des Beaux Arts	Bulletins.
74) "	" "	Annuaire.
75) Löwen	La Cellule.	
76) Lüttich	Archives de Biologie.	

## Holland.

77) Amsterdam	K. Akademie van Wetenschappen Wis- en natuurkundige Afdeeling	Verhandelingen.
78) "	" "	Verslagen.
79) "	" "	Jaarboek.
80) "	K. Zoologisch Genootschap Natura artis magistra	Bijdragen.
81) "	" "	Tijdschrift.
82) s'Gravenhage	K. Natuurkundige Vereeniging in Nederlandsch-Indie	Tijdschrift.
83) Haarlem	Musée Teyler	Archives.
84) "	" "	Catalogue.
85) Leiden	Nederlandsche Dierkundige Ver- eeniging	Tijdschrift.

## Großbritannien:

86) Cambridge	Philosophical Society	Transactions.
87) "	" "	Proceedings.

Ort:	Name der Gesellschaft, oder der Redaktion:	Schriften:
88) Dublin	The R. Dublin Society	Transactions.
89) "	"	Proceedings.
90) Edinburgh	Royal Society	Transactions.
91) "	"	Proceedings.
92) "	R. Physical Society	Proceedings.
98) "	R. College of Physicians	Reports.
94) London	Linnean Society	Transactions.
95) "	"	Journal.
96) "	R. Microscopical Society	Journal.
97) "	Royal Society	Philos. Transactions.
98) "	"	Proceedings.
99) "	Zoological Society	Transactions.
100) "	"	Proceedings.
101) Oxford	Quarterly Journal of Microscopical Science.	
Dänemark.		
102) Kopenhagen	K. Danske Videnskaberne Selskab Skrifter.	
Norwegen.		
103) Christiania	Norske Medicinske Selskab	Forhandlinger.
104) "	"	Norsk Magazin.
105) "	Archiv for Mathematik og Naturvidenskab.	
Schweden.		
106) Stockholm	Nordiskt Medicinskt Arkiv.	
107) "	Svenska Läkare Sällskap	Hygiea.
108) "	"	Förhandlingar.
109) "	K. Svenska Vetenskap-Akademie	Handlingar.
110) "	"	Öfversigt.
111) "	"	Bihang.
112) Upsala	Kongl. Vetenskapssocietet	Nova Acta.
Rußland.		
113) Helsingfors	Finska Vetenskaps Societet	Acta.
114) "	"	Öfversigt.
115) "	"	Bidrag till Kännedom of Finnlands Natur och Folk.
116) "	"	Observations météorolog.
117) Katharinenburg	Société Ouralienne de Médecine	Mémoires.
118) Moskau	Société Impériale des Naturalistes	Mémoires.
119) "	"	Bulletin.
120) St. Petersburg	Comité géologique	Mémoires.
121) "	"	Bulletin.



Ort:	Name der Gesellschaft, oder der Redaktion:	Schriften:
Rumänien:		
122) Jassy	Société des médecins et des naturalistes	Bulletin.
Nordamerika.		
I. Canada.		
123) Halifax	The Nova Scotian Institute of Natural Science	Transactions and Proceedings.
124) Montreal	Royal Society of Canada	Proceedings.
125) Ottawa	Geolog. and Nat. History Survey of Canada	Reports.
126) "	" "	Catalogues.
II. Vereinigte Staaten.		
127) Baltimore	Johns Hopkins University	Studies from the Biol. Laboratory.
128) "	"	Circulars.
129) Boston	Society of Natural History	Memoirs.
130) "	"	Proceedings.
131) Cambridge	Mus. of Comparative Zoölogy	Memoirs.
132) "	" " " "	Annual Report.
133) "	" " " "	Bulletins.
134) Granville (Ohio)	Denison University	Bull. of the Scientific Laboratories.
135) St. Louis	Missouri Botanical Garden	Annual Report.
136) Nebraska	University of Nebraska	University-Studies.
137) New Haven	Connecticut Academy of Arts and Sciences	Transactions.
138) "	The Americ. Journal of Science.	
139) New York	Journal of Comparat. Medicine.	
140) Philadelphia	Academy of Natural Sciences	Proceedings.
141) "	The American Naturalist.	
142) Washington	Smithsonian Institution	Bulletins.
143) "	" "	Proceedings.
144) "	U. St. Geological Survey	Annual Reports.
145) "	"	Bulletins.
146) "	U. S. Dep. of Agriculture, Div. of Ornithol. and Mammology	Annual Reports.
147) "	"	Bulletins.
Südamerika.		
I. Chili.		
148) Santiago	Deutscher wissensch. Verein	Verhandlungen.
149) "	Société Scientifique du Chili	Actes.
II. Argentinien.		
150) Córdoba	Academia Nacional de Ciencias	Actas.



## Mitgliederverzeichnis.

Frühere Ehrenmitglieder waren die Herren:

	Jahr der Ernennung.
KARL SCHIMPFER († 1867)	1855
DIETRICH GEORG KIESER († 1862)	1857
LOUIS SORET († 1890)	1864
ALBERT VON BEZOLD († 1868)	1866
MATTHIAS JACOB SCHLEIDEN († 1881)	1878
OSKAR SCHMIDT († 1886)	1878
CHARLES DARWIN († 1882)	1878.

## I. Ehrenmitglieder:

THOMAS HUXLEY, London	1867
KARL GEGENBAUR, Heidelberg	1873
FRANZ VON RIED, Exc., Jena	1892
OTTOMAR DOMRICH, Meiningen	1882.

## II. Ordentliche Mitglieder:

		Jahr der Aufnahme.
1) Prof. Dr. ERNST ABBE	Jena	1863
2) Prof. Dr. FELIX AUERBACH	"	1889
3) Prof. Dr. KARL VON BARDELEBEN	"	1873
4) Prof. Lic. OTTO BAUMGARTEN	"	1890
5) Prof. Dr. WILHELM BIEDERMANN	"	1888
6) Prof. Dr. OTTO BINSWANGER	"	1882
7) Dr. FRITZ BOCKELMANN, prakt. Arzt	Rudolstadt	1875
8) Prof. Dr. JOHANNES BRÜMMER	Jena	1891
9) Dr. FRIEDR. BUCHBINDER, Gymnasialprof. a. D.	"	1889
10) Prof. Dr. MORITZ BÜSGEN	Eisenach	1886
11) WILHELM BUTZ, Realschuldirektor a. D.	Jena	1892
12) Dr. SIEGFRIED CZAPSKI	"	1885
13) Prof. Dr. BERTHOLD DELBRÜCK	"	1885
14) Prof. Dr. WILHELM DETMER	"	1875
15) WILHELM EBER, Medizinalassessor	"	1898
16) Dr. HEINRICH EGGELING, Geh. Staatsrat, Univ.-Curator	"	1887
17) Dr. GUSTAV EICHHOHN, prakt. Arzt	"	1891
18) Prof. Dr. HERMANN ENGELHARDT	"	1888
19) GUSTAV FISCHER, Verlagsbuchhändler	"	1885
20) Prof. Dr. FRANKENHÄUSER, prakt. Arzt	"	1857
	† 3. II. 94.	
21) Prof. Dr. WILHELM FRANZ	"	1893
22) Prof. Dr. GOTTLIEB FREGE	"	1874
23) Prof. Dr. MAX FÜRBRINGER, Hofrat	"	1888
24) Dr. CHRISTIAN GÄNGE, Privatdozent	"	1875
25) Prof. Dr. AUGUST GÄRTNER, Hofrat	"	1886
26) Dr. GIESE, prakt. Arzt	"	1893

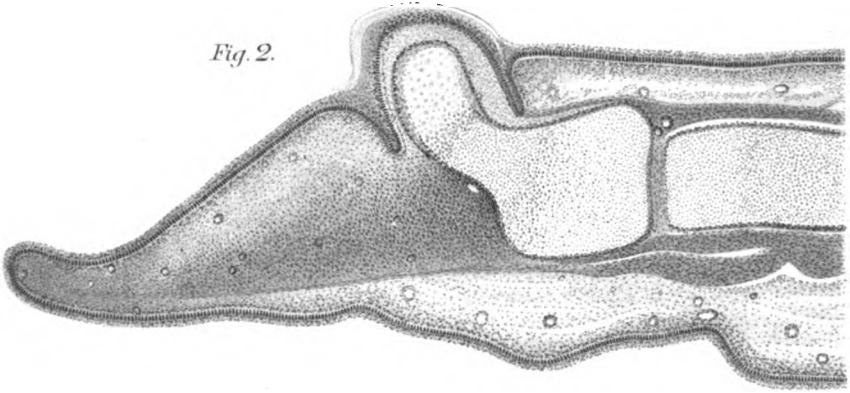
	Jahr der Aufnahme.	
27) Prof. Dr. GEORG GÖTZ	Jena	1889
28) Prof. Dr. THEODOR Freiherr VON DER GOLTZ	"	1885
29) Dr. FERDINAND GUMPRECHT, Assistenzarzt	"	1892
30) Dr. ALBIN HABERSTOLTZ, prakt. Arzt	Weimar	1893
31) Prof. Dr. ERNST HAECKEL	Jena	1861
32) Dr. HEINRICH HAECKEL, Privatdozent	"	1884
33) Dr. RICHARD HOFFMANN, Assistenzarzt	"	1892
34) GUSTAV JONAS, Apotheker	"	1890
35) Prof. Dr. ERNST KALKOWSKY	"	1886
36) Prof. Dr. JOHANNES KESSEL	"	1886
37) Dr. OTTO KNOPF, Privatdozent	"	1889
38) Prof. Dr. LUDWIG KNORR	"	1893
39) RUDOLF KOCH, Bankier	"	1889
40) WILHELM KOCH, Bankier	"	1893
41) Dr. KARL KOLESCH, Gymnasiallehrer	"	1891
42) Prof. Dr. LUDOLF KREHL	"	1892
43) Dr. W. KREY, Kaiserl. Chin. Oberbeamter a. D.	"	1887
44) FRITZ KRIEGER, Geheimer Justizrat, Oberlandes- gerichtsrat	"	1889
45) Prof. Dr. WILLY KÜKENTHAL	"	1886
46) RICHARD LEHMANN, Oberstleutnant z. D.	"	1893
47) Dr. WILHELM LEUBE, Assistenzarzt	"	1892
48) Prof. Dr. GEORG LEUBUSCHER, Bezirksarzt	"	1882
49) HERMANN MASER, Rechtsanwalt	"	1893
50) Dr. MAX MATTHES, Privatdozent	"	1891
51) Dr. PAUL MILLITZER, prakt. Arzt	"	1893
52) Prof. Dr. WILHELM MÜLLER, Geheimer Hofrat	"	1865
53) Dr. KARL KONRAD MÜLLER, Oberbibliothekar	"	1891
54) Prof. Dr. RICHARD NEUMEISTER	"	1890
55) Dr. HERMANN OBERMÜLLER, Assistenzarzt	"	1893
56) Dr. MAX OVERWEG, Stabsarzt	"	1891
57) Dr. HANS PÄSSLER, Assistenzarzt	"	1884
58) Prof. Dr. EDUARD PECHUËL-LÖSCHE	"	1893
59) Dr. EMIL PFEIFFER, Fabrikdirektor a. D.	"	1887
60) Prof. Dr. THEODOR PFEIFFER	"	1892
61) Dr. ADOLF PILTZ, Privatdozent	"	1884
62) ERNST PILTZ, Institutslehrer	"	1893
63) GOTTH. PRÜSSING, Fabrikdirektor	"	1890
64) Dr. KARL PULFRICH	"	1891
65) Dr. CARL PURRUCKER, Assistenzarzt	"	1890
66) Prof. Dr. FRITZ REGEL	"	1882
67) Prof. Dr. BERNHARD RIEDEL, Hofrat	"	1889
68) Dr. PAUL RIEDEL, Assistent	"	1893
69) Dr. FRITZ RÖMER, Assistent	"	1893
70) Dr. LEO SACHSE, Gymnasialprofessor a. D.	"	1876
71) Dr. ALPHONS SCHÄFFER, Assistenzarzt	"	1891
72) Prof. Dr. HERMANN SCHÄFFER	"	1855

		Jahr der Aufnahme.
73)	Prof. Dr. LUDWIG SCHILLBACH	Jena 1854
74)	L. SCHIMMELPFENNIG, Postdirektor a. D.	" 1880
75)	Dr. OTTO SCHOTT, Fabrikdirektor	" 1882
76)	Prof. Dr. SIG. BERNHARD SCHULTZE, Geh. Hofr.	" 1893
77)	PAUL SCHULTZE, Oberinspektor	" 1858
78)	Dr. PAUL SCHUMANN, Assistenzarzt	" 1889
79)	Prof. Dr. CONRAD VON SEELHORST	" 1890
80)	Prof. Dr. MORITZ SEIDEL, Geh. Medizinalrat	" 1864
81)	Prof. Dr. RICHARD SEMON	" 1887
82)	Dr. LUCAS SIEBERT, praktischer Arzt	" 1881
83)	Prof. Dr. FELIX SKUTSCH	" 1884
84)	Prof. Dr. ERNST STAHL	" 1881
85)	WERNER STEFFENS, Apotheker	" 1891
86)	Prof. Dr. RODERICH STINTZING	" 1890
87)	Dr. HEINRICH STÖY, Privatdozent, Institutsdirektor	" 1877
88)	Dr. R. TEUSCHER, Arzt, Privatgelehrter	" 1873
89)	Prof. Dr. JOHANNES THOMAE, Hofrat	" 1879
90)	Dr. MAX VERWORN, Privatdozent	" 1891
91)	Prof. Dr. AUGUST WAGENMANN	" 1892
92)	Prof. Dr. JOHANNES WALTHER	" 1886
93)	Dr. ALFRED WELKER, Assistenzarzt	" 1892
94)	Dr. THEODOR WETTE, Assistenzarzt	" 1891
95)	FRIEDRICH WIEGMANN, Apotheker	" 1893
96)	Prof. Dr. ADOLF WINKELMANN	" 1893
97)	Dr. WILHELM WINKLER, Privatgelehrter	" 1886
98)	Dr. ADOLF WITZEL, Privatdozent	" 1887
99)	Prof. Dr. LUDWIG WOLFF	" 1892
100)	Prof. Dr. THEODOR ZIEHEN	" 1886.

Abgeschlossen am 18. Dezember 1893.



*Fig. 2.*



*Fig. 3.*

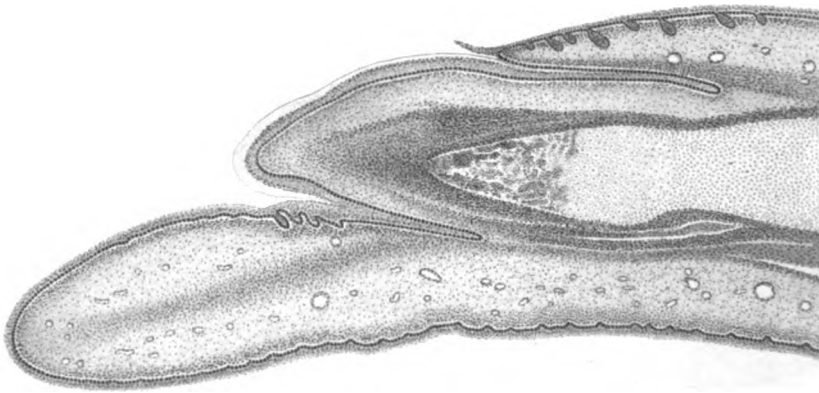
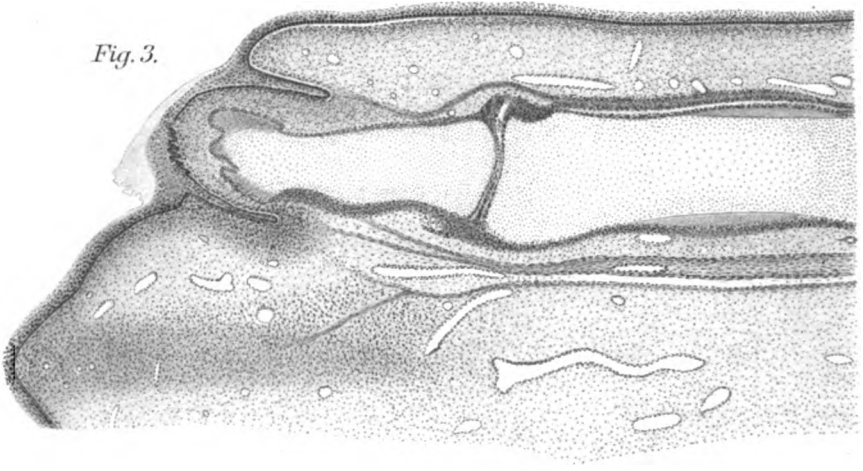


Fig. 5.

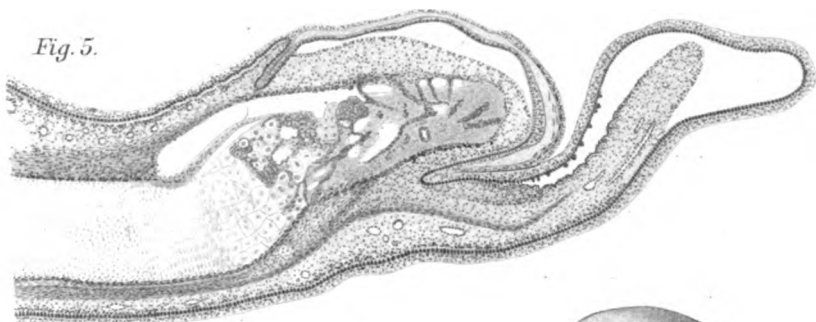


Fig. 4.

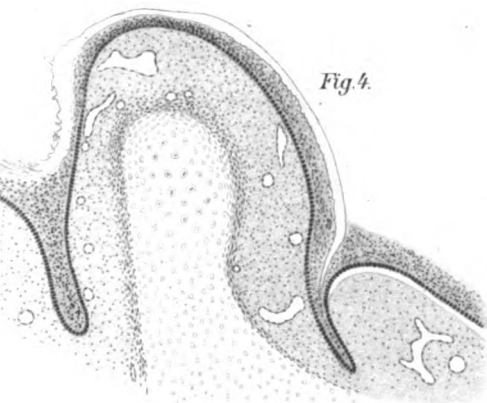
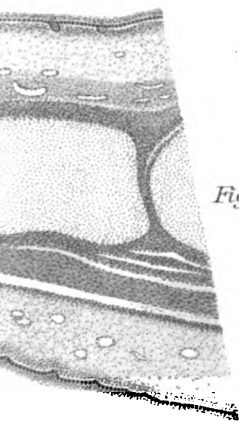


Fig. 1.



Fig. 6.







2

*Fig. 8.*

*Fig. 9.*









fat

Gusta

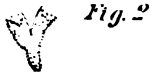


Fig. 2

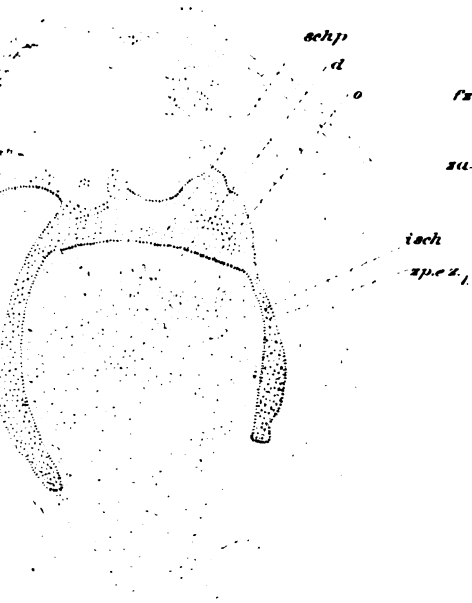


Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 6.

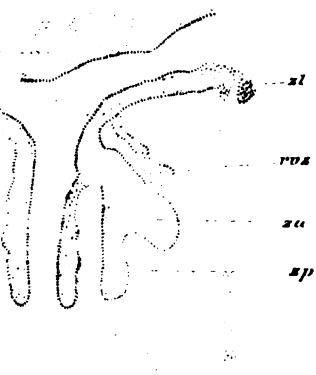
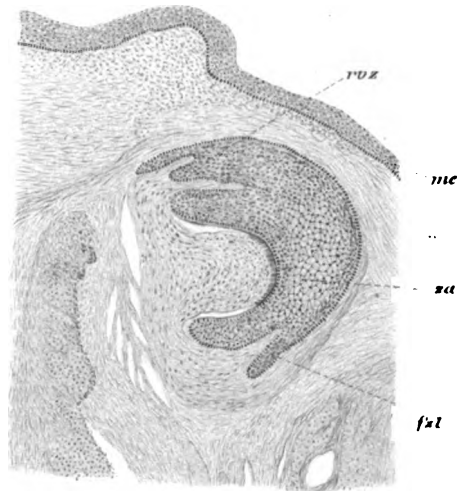
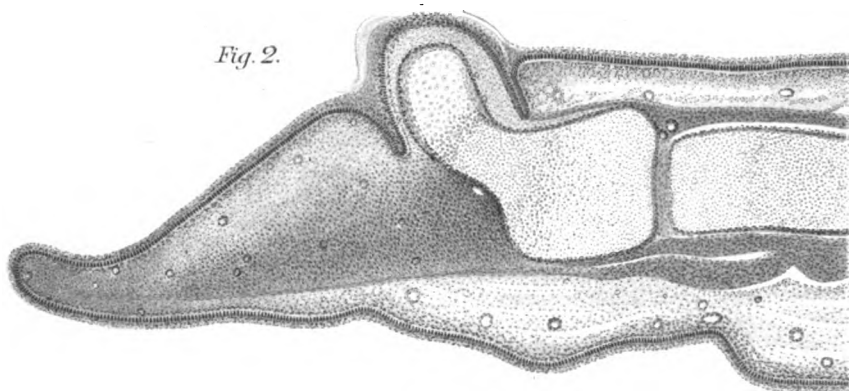


Fig. 7.



*Fig. 2.*



*Fig. 3.*

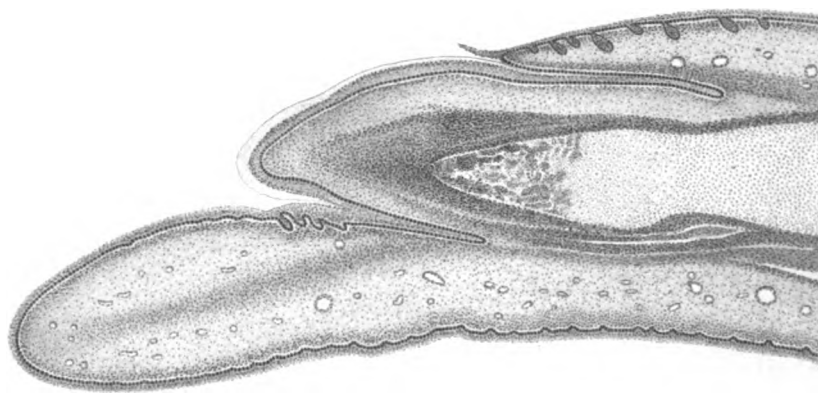
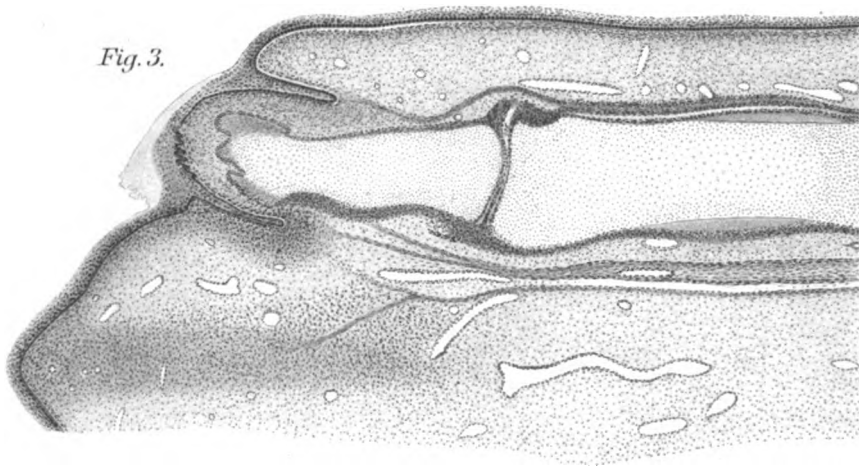


Fig. 5.

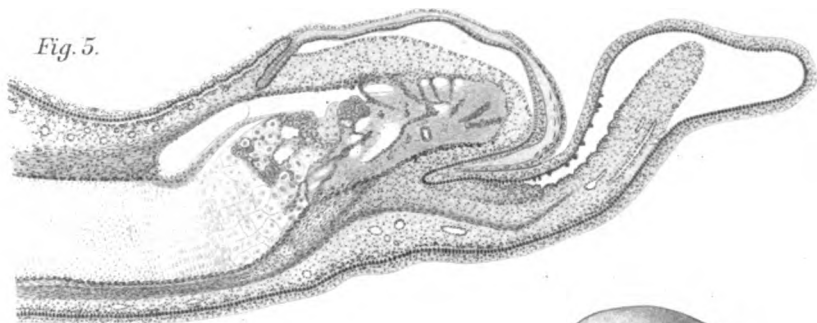


Fig. 4.

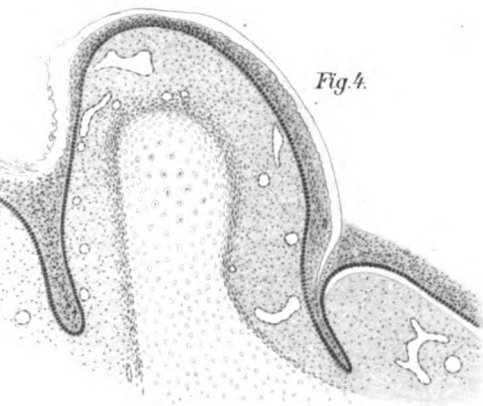


Fig. 1.



Fig. 6.

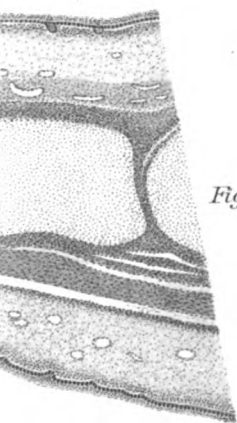








Fig. 8.

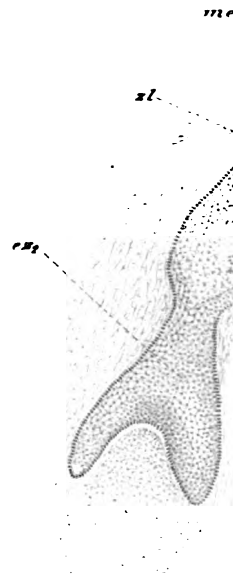
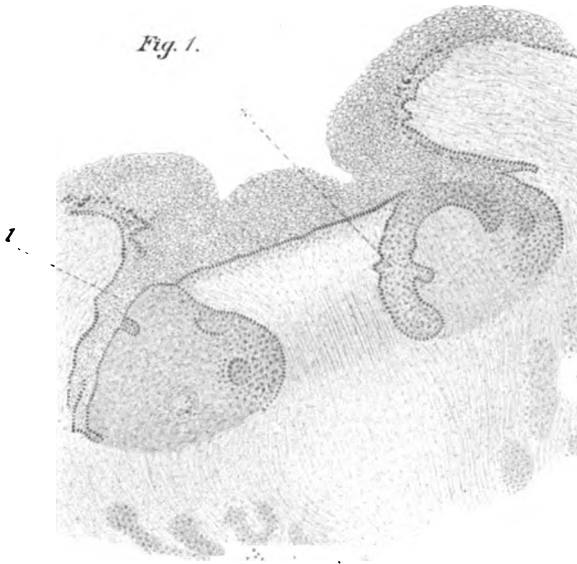
Fig. 9.



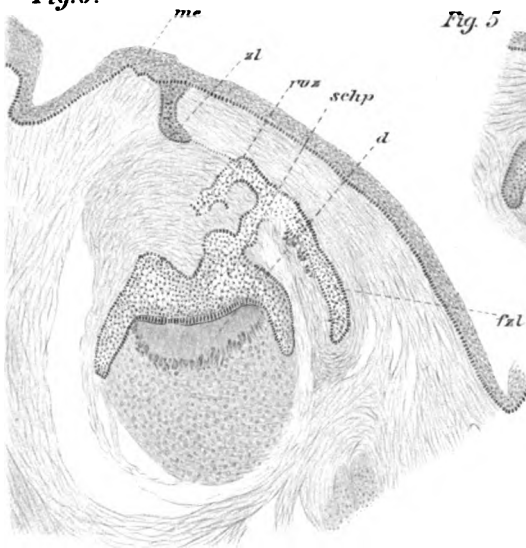




*Fig. 1.*



*Fig. 3.*



*Fig. 5*

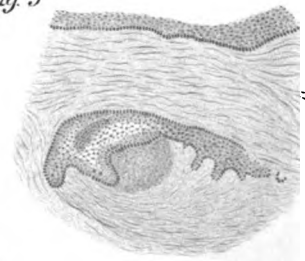


Fig. 2.

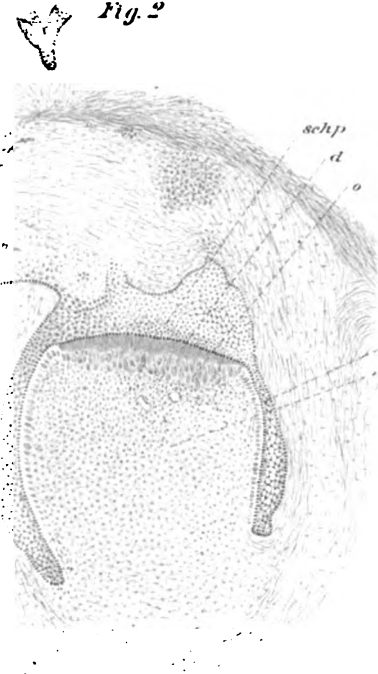


Fig. 3.

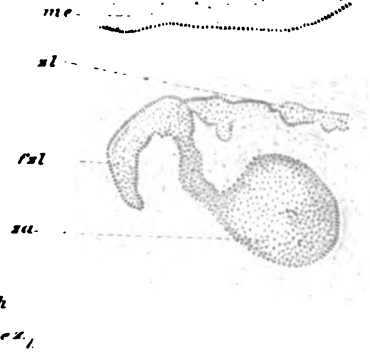


Fig. 4.

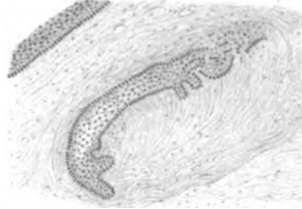


Fig. 6.

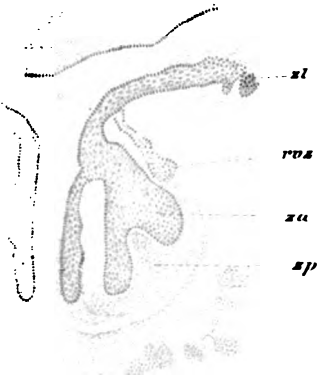
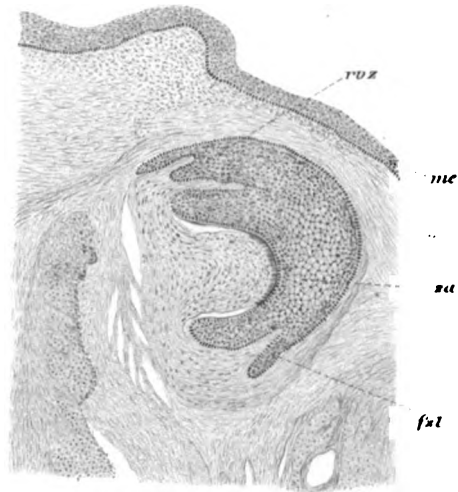


Fig. 7.





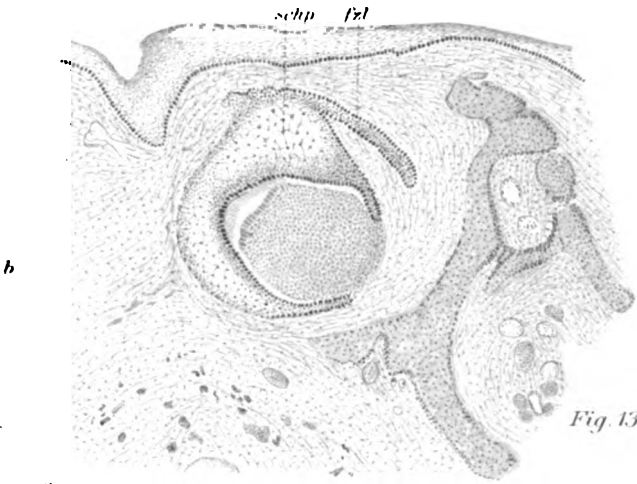


Fig. 13.

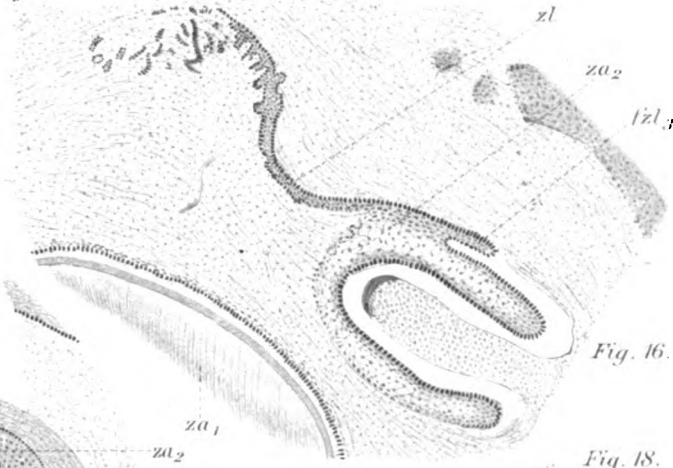


Fig. 16.

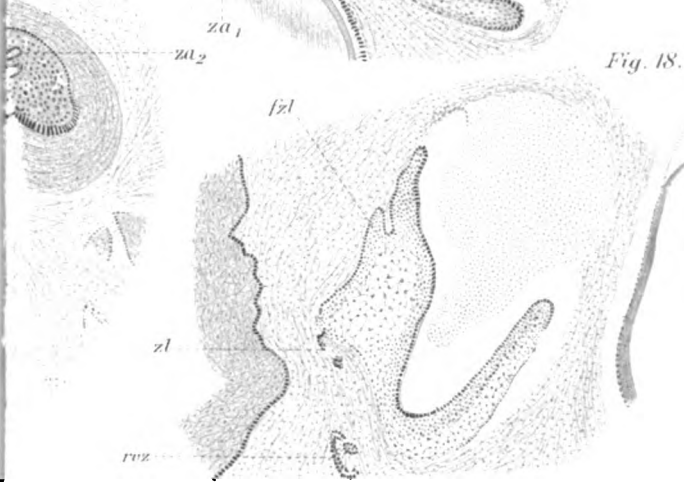
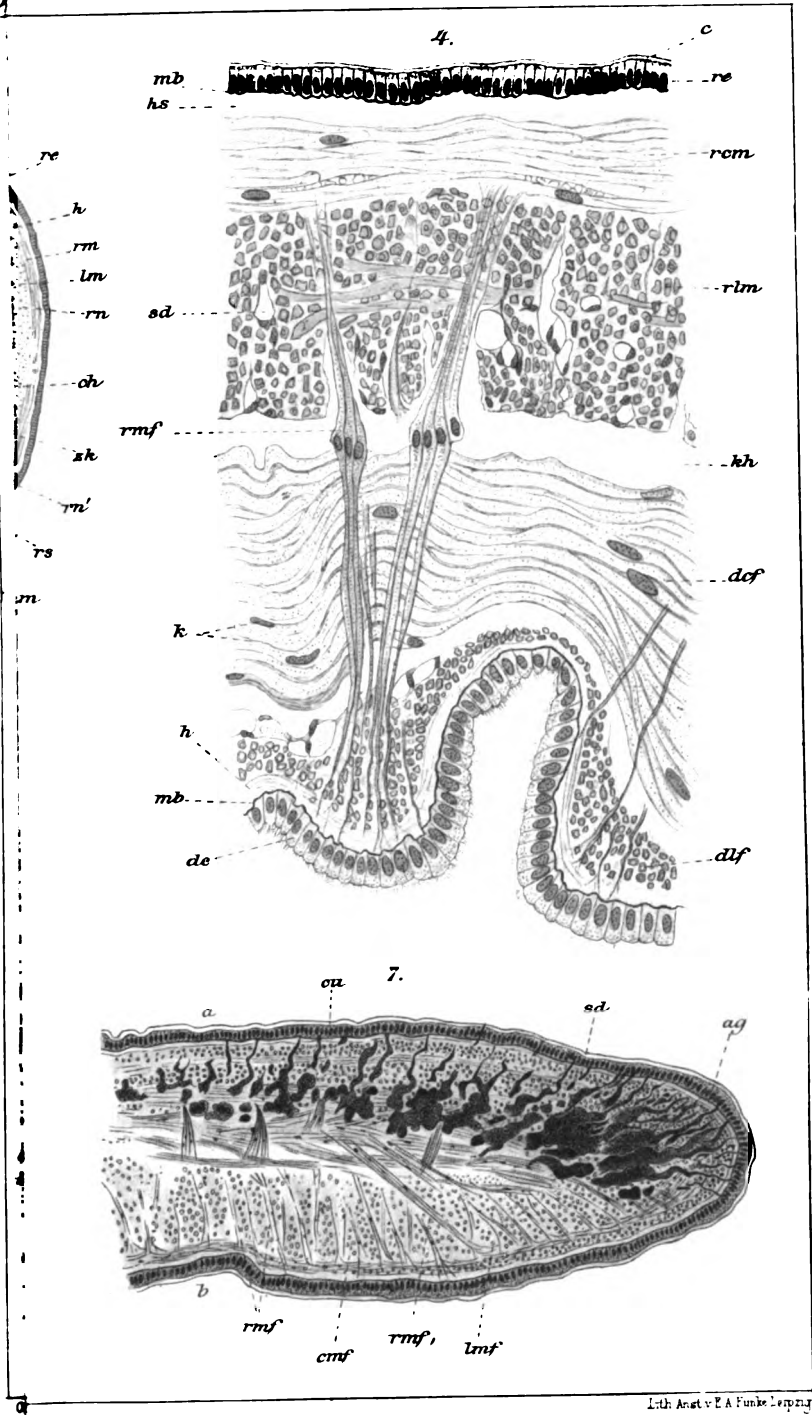


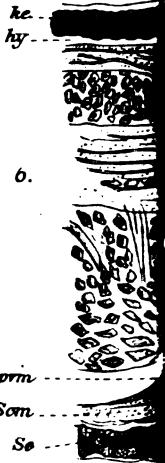
Fig. 18.







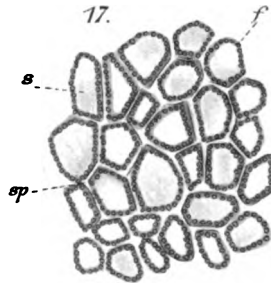
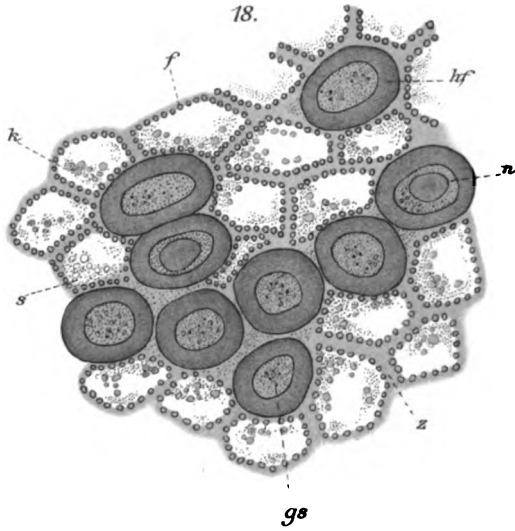
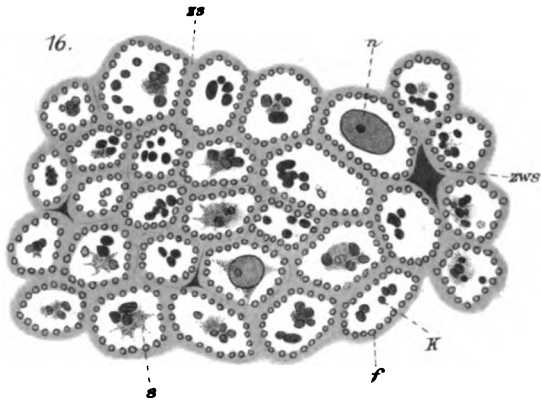




14.

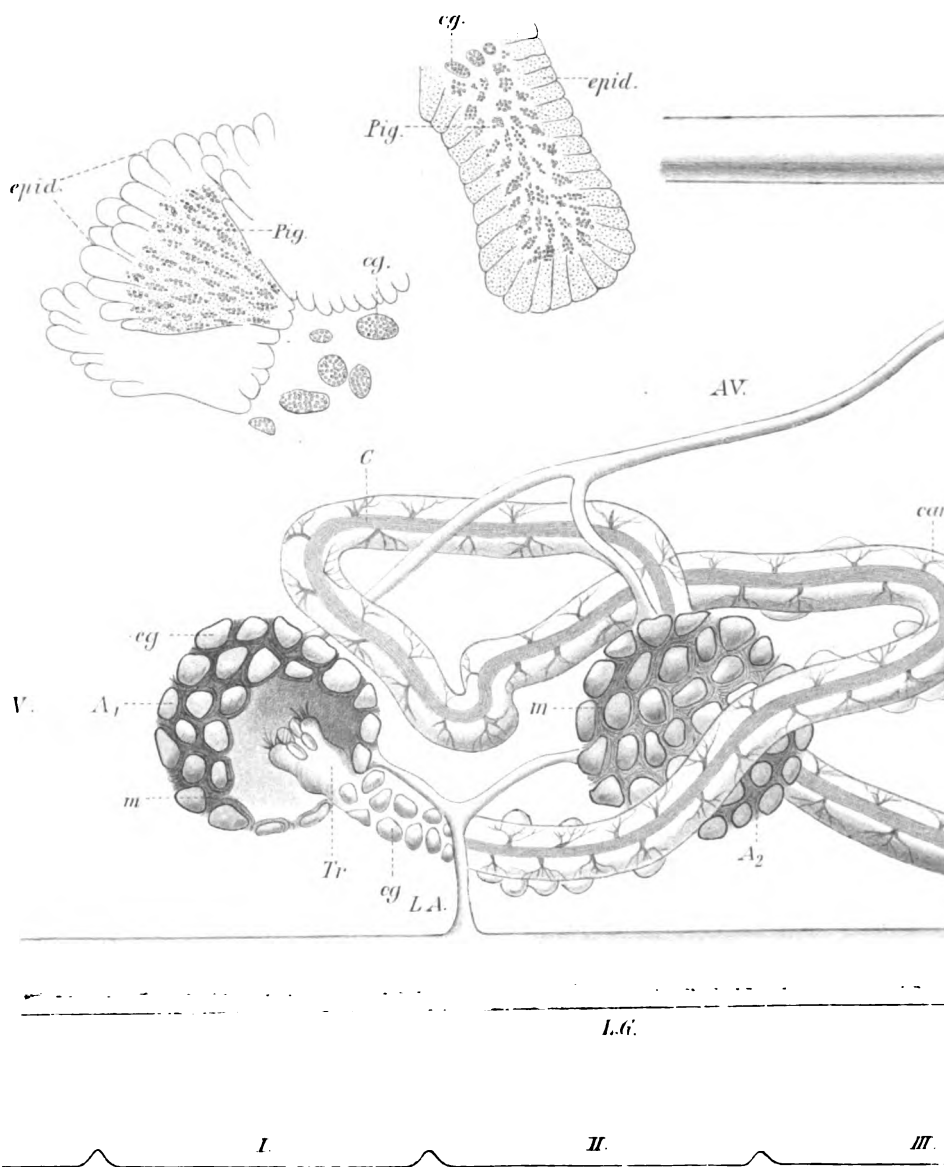


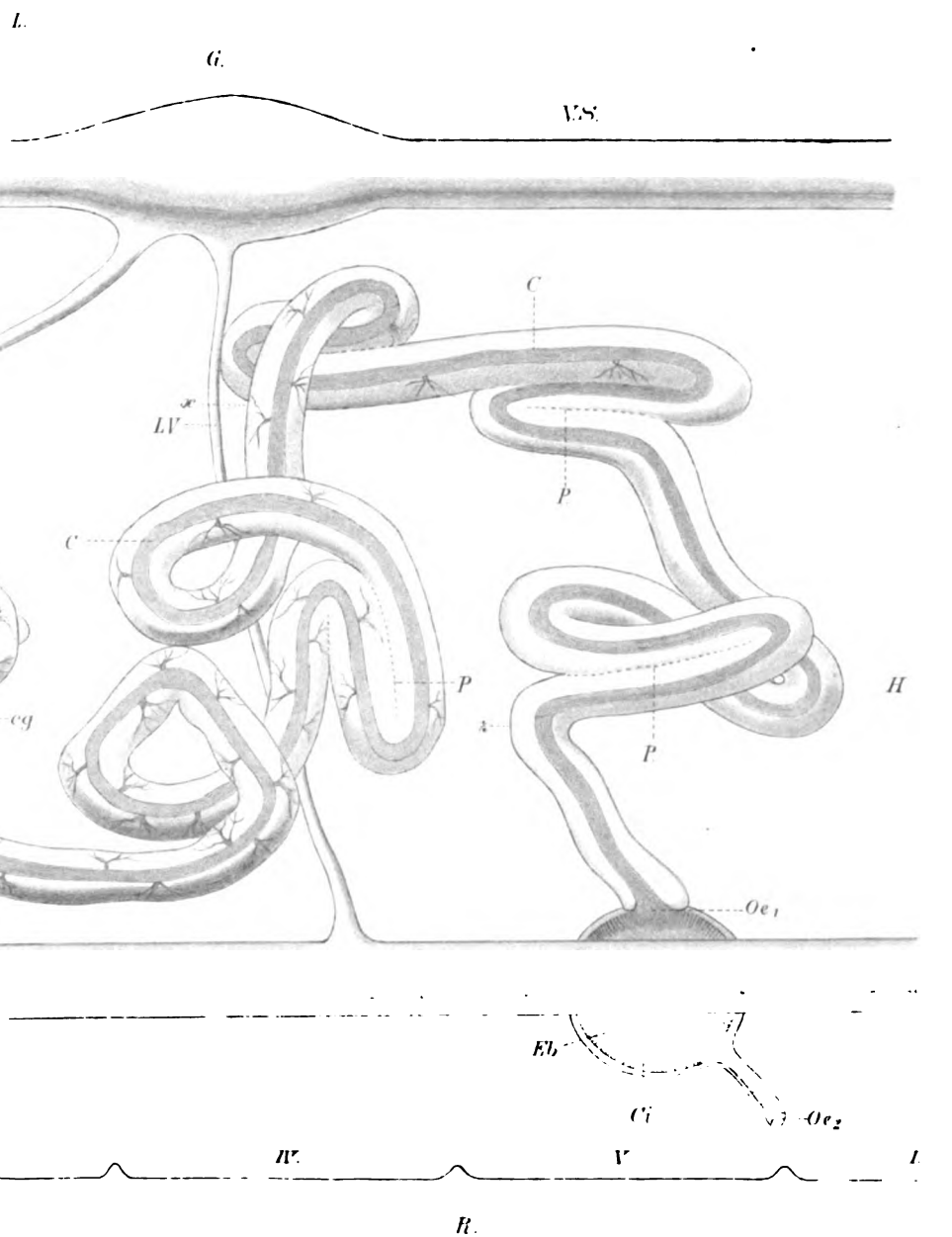
13.







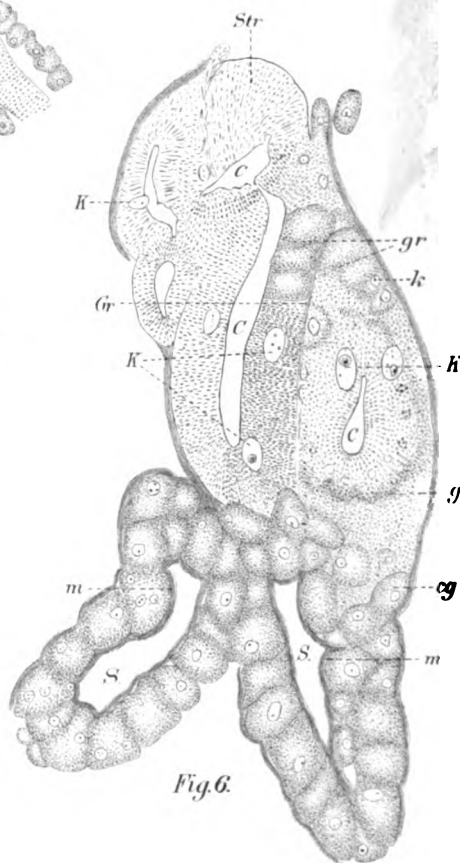
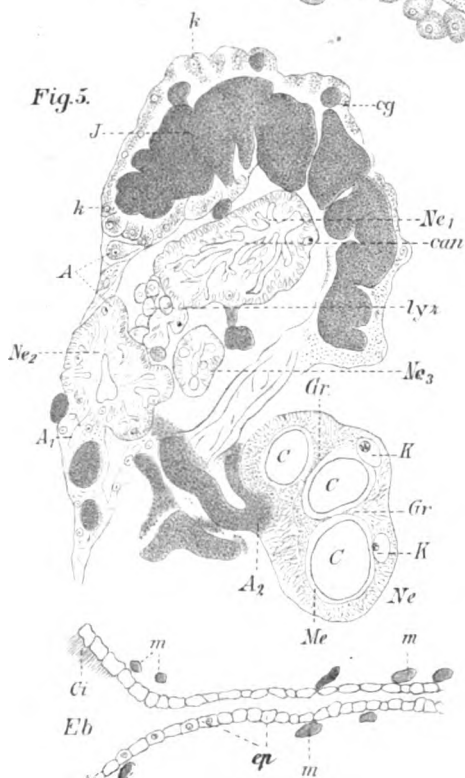
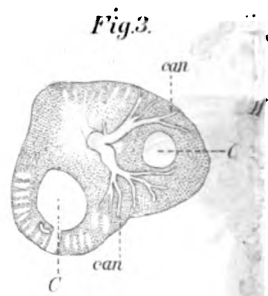
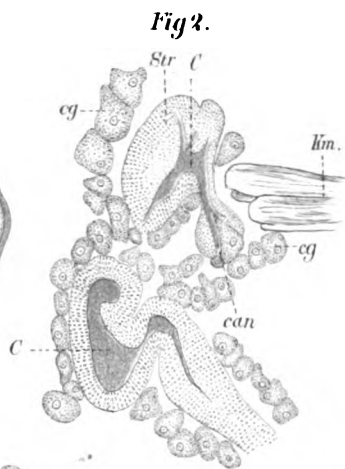
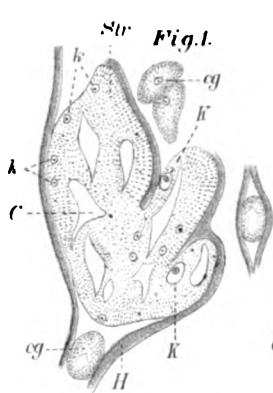












**Fig. 1**

A. v. L. 1888.

Verf. Gustav

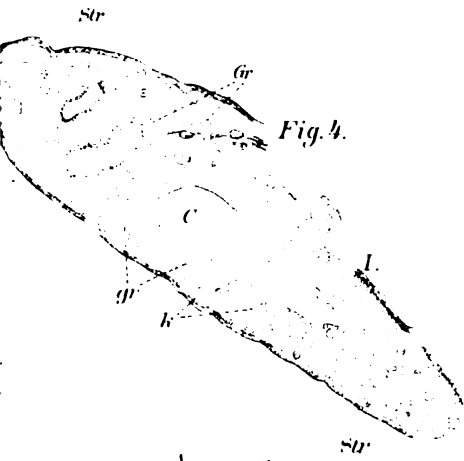


Fig. 4.

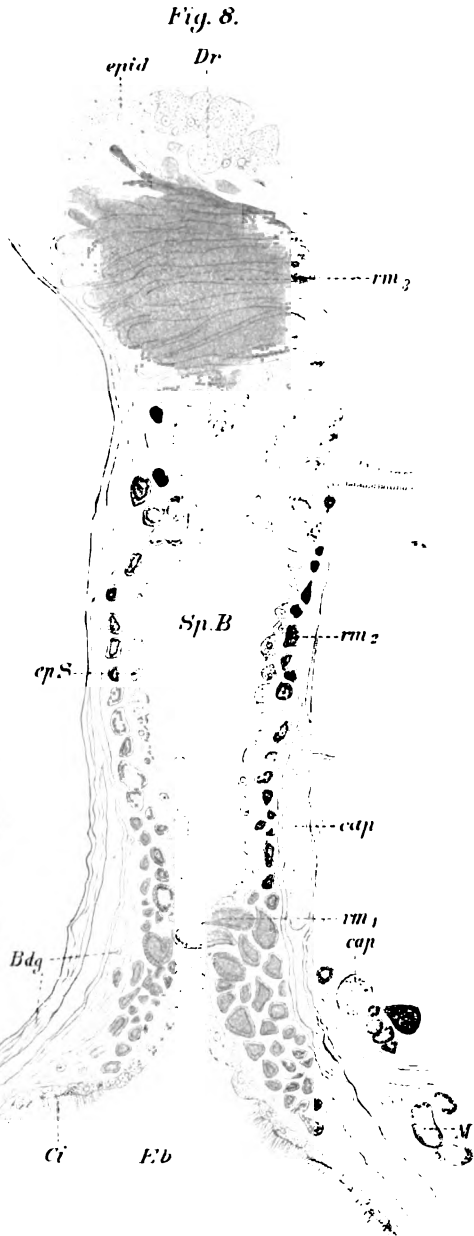


Fig. 8.

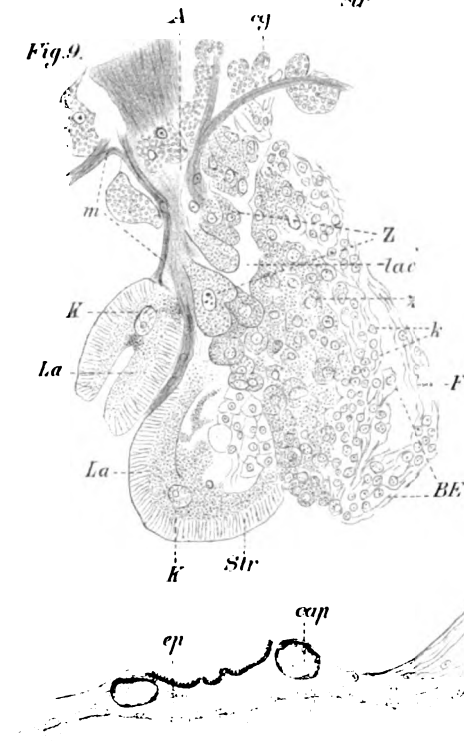


Fig. 9.





Fig. 2.

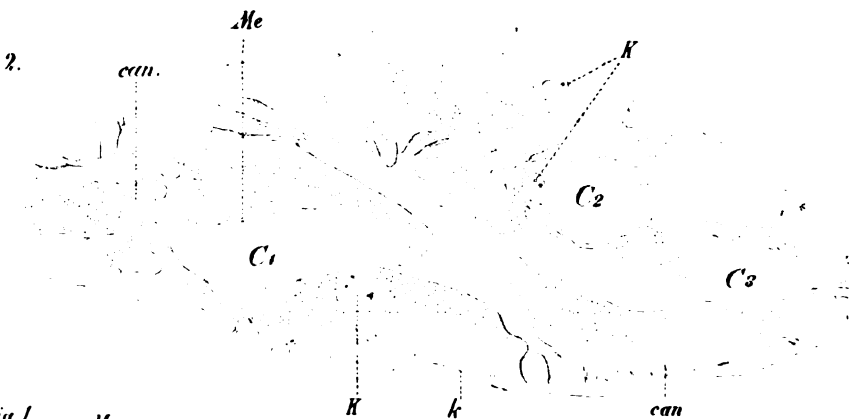


Fig. 1.

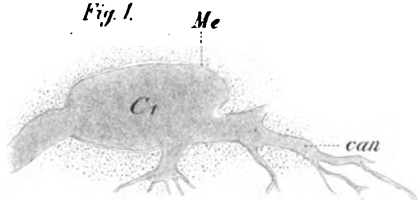


Fig. 4.

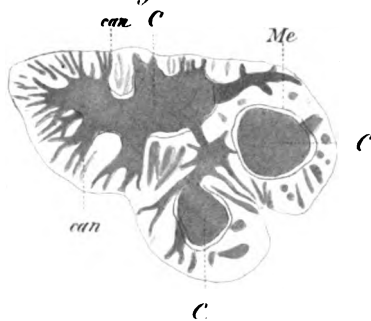


Fig. 3.

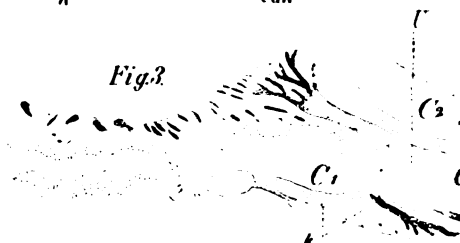


Fig. 5.

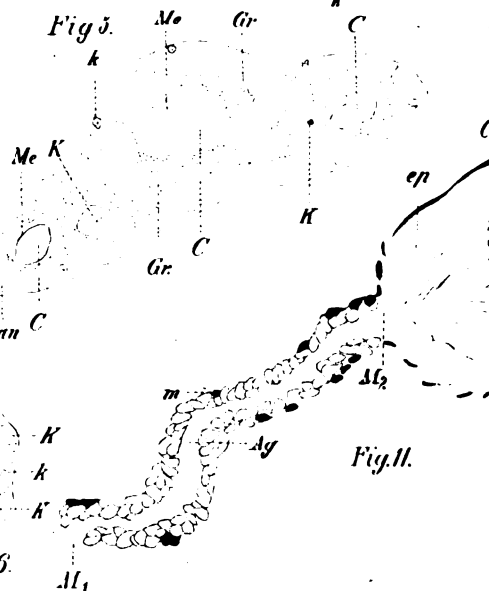


Fig. 8.

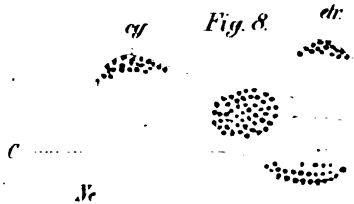


Fig. 6.

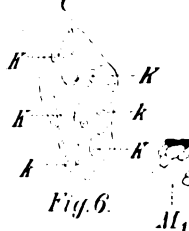
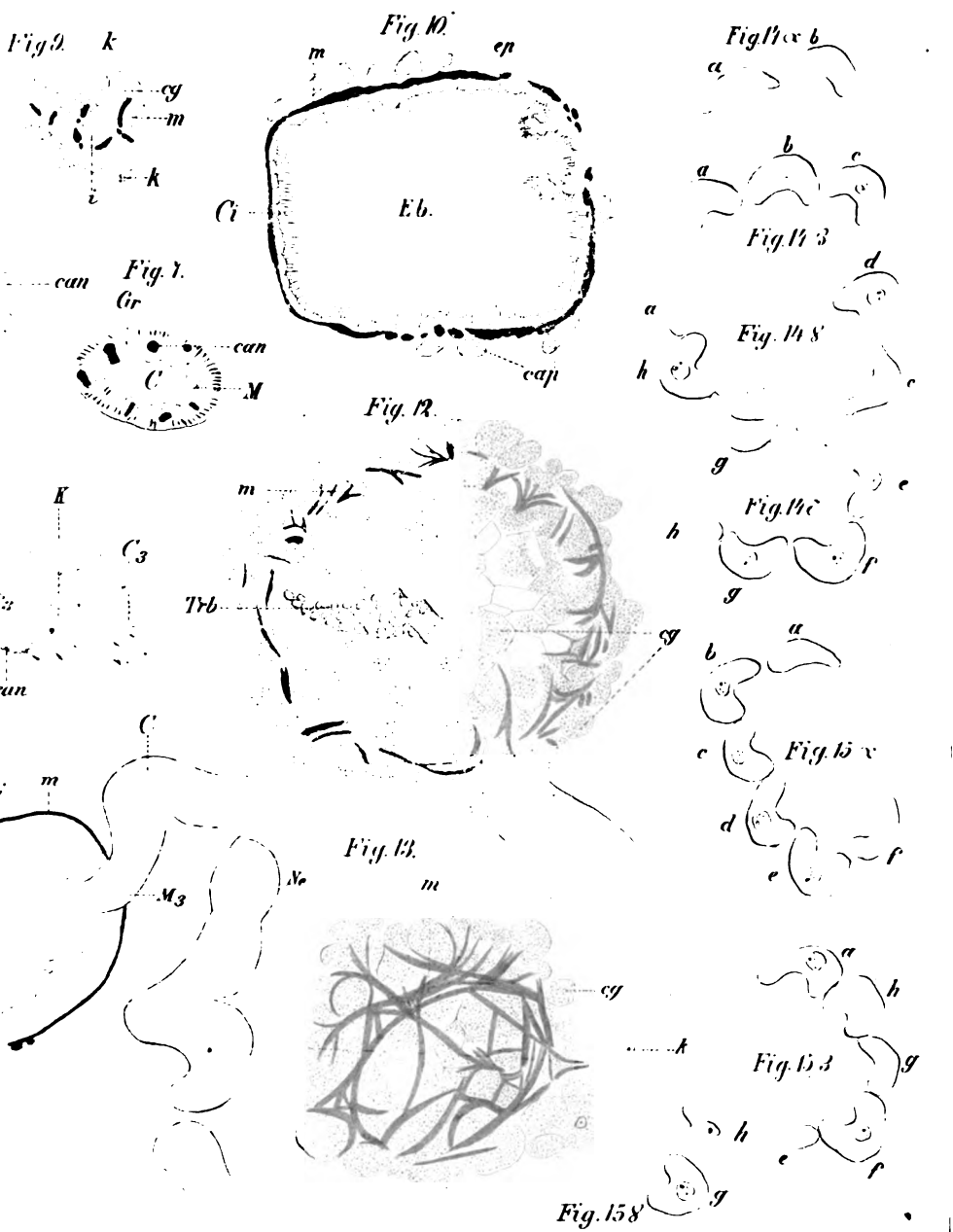


Fig. 11.









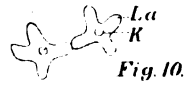
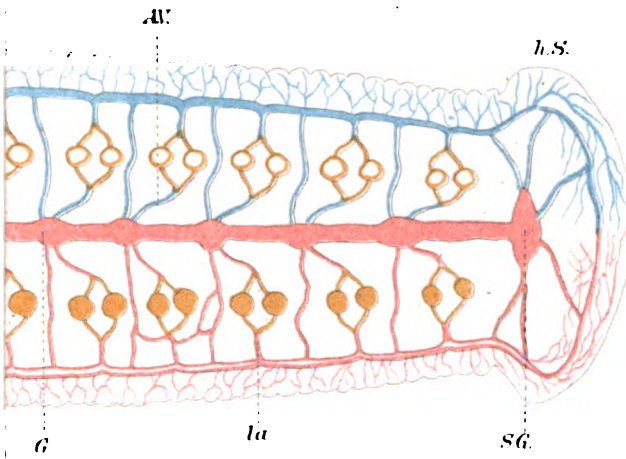


Fig. 10.

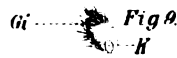
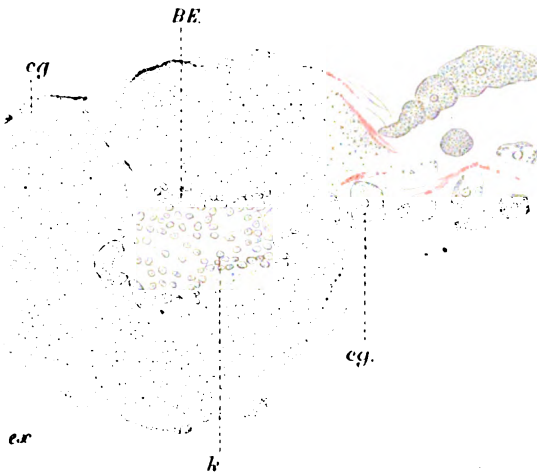
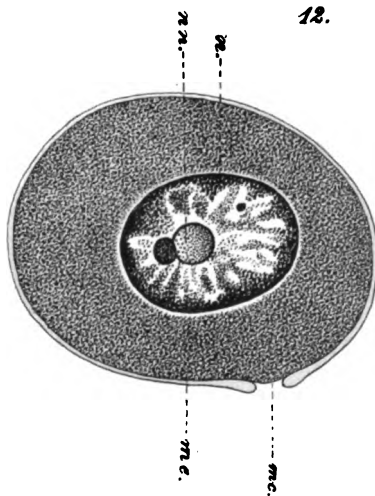
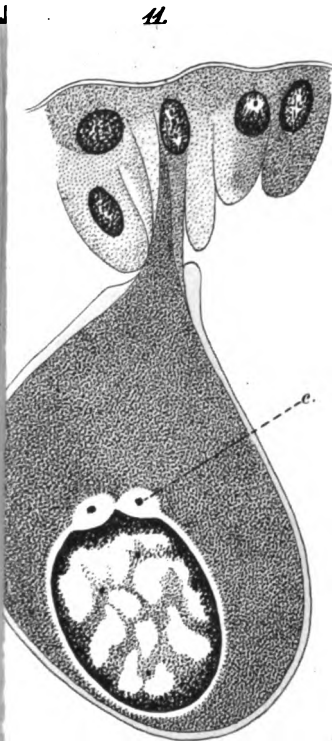
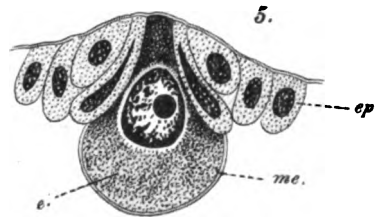
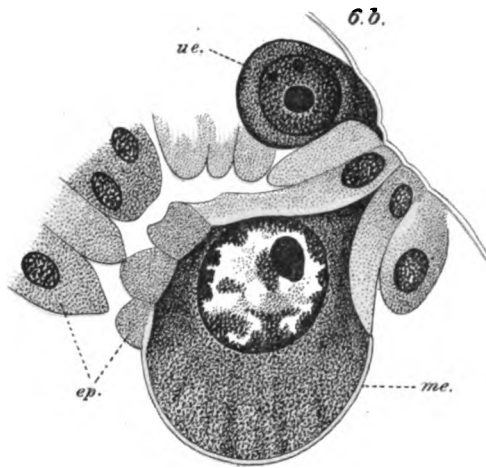
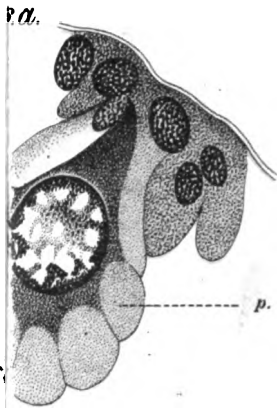


Fig. 9.

Fig. 8.



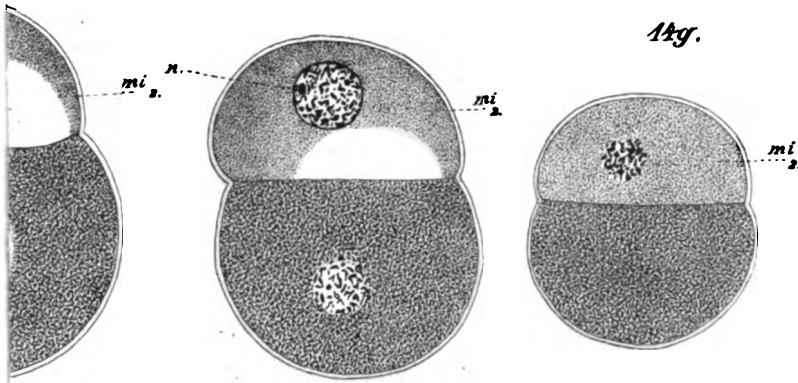




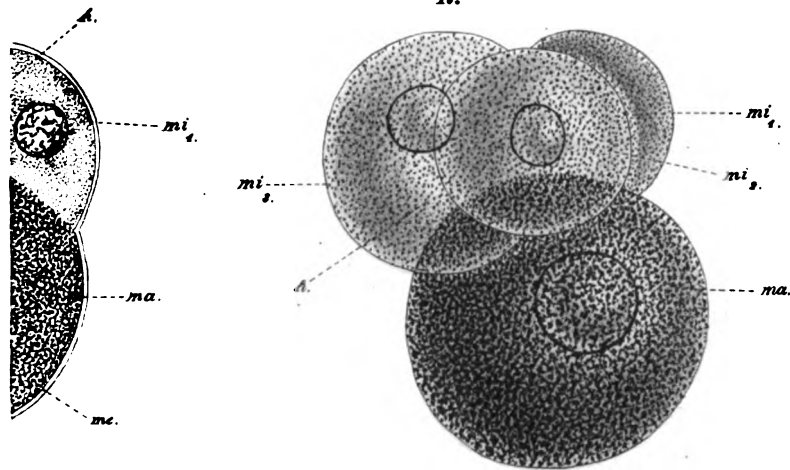


14f.

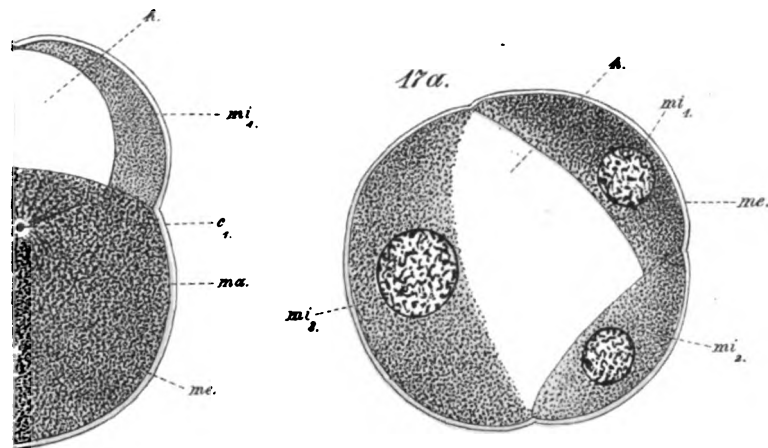
14g.



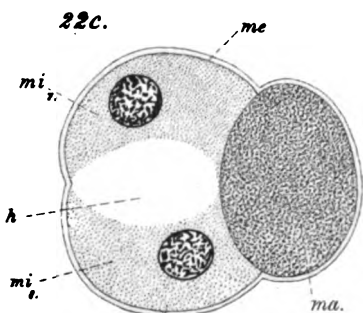
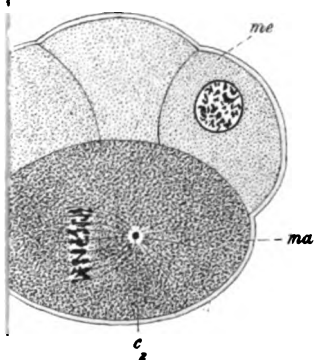
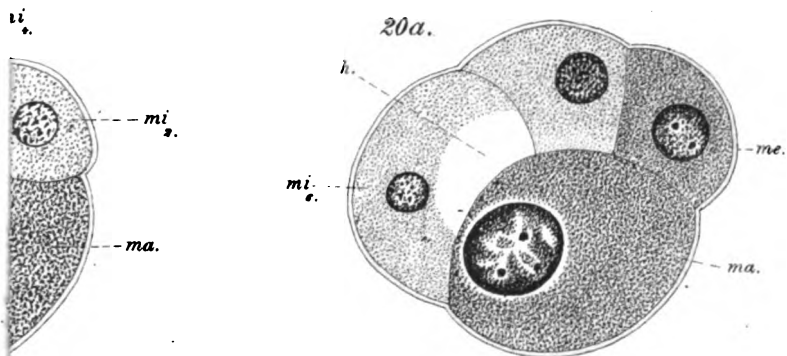
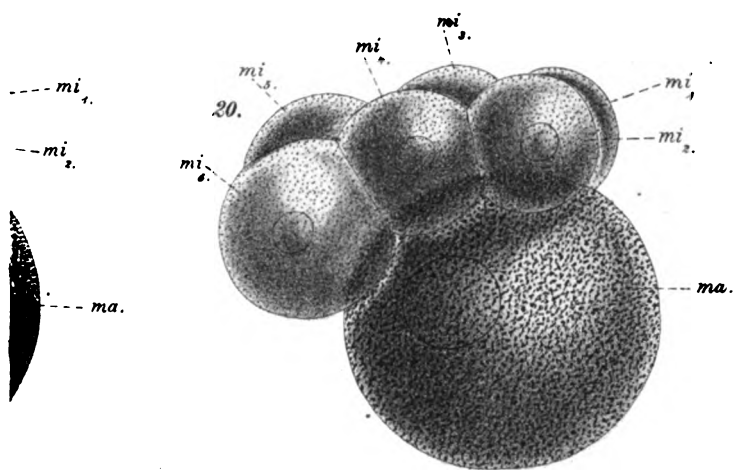
17.



17a.





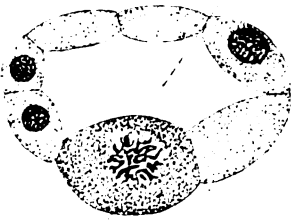






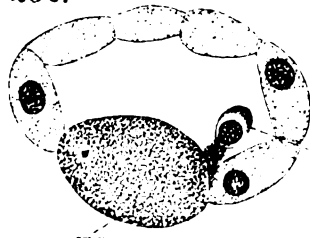
25b.

ph.



ma.

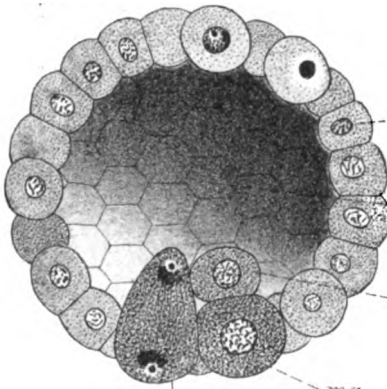
25c.



ma.

m.s.

26.



ma.

ma.

um.

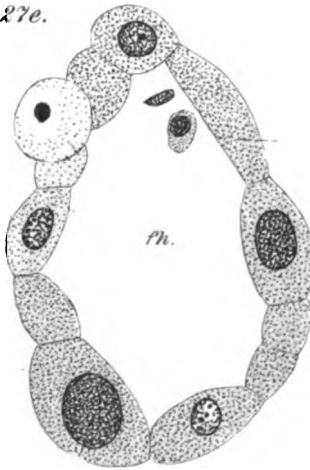
ph.

ec.

ec.

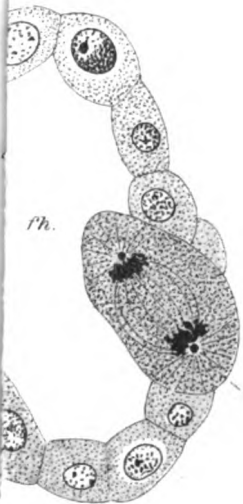
ph.

27e.



ph.

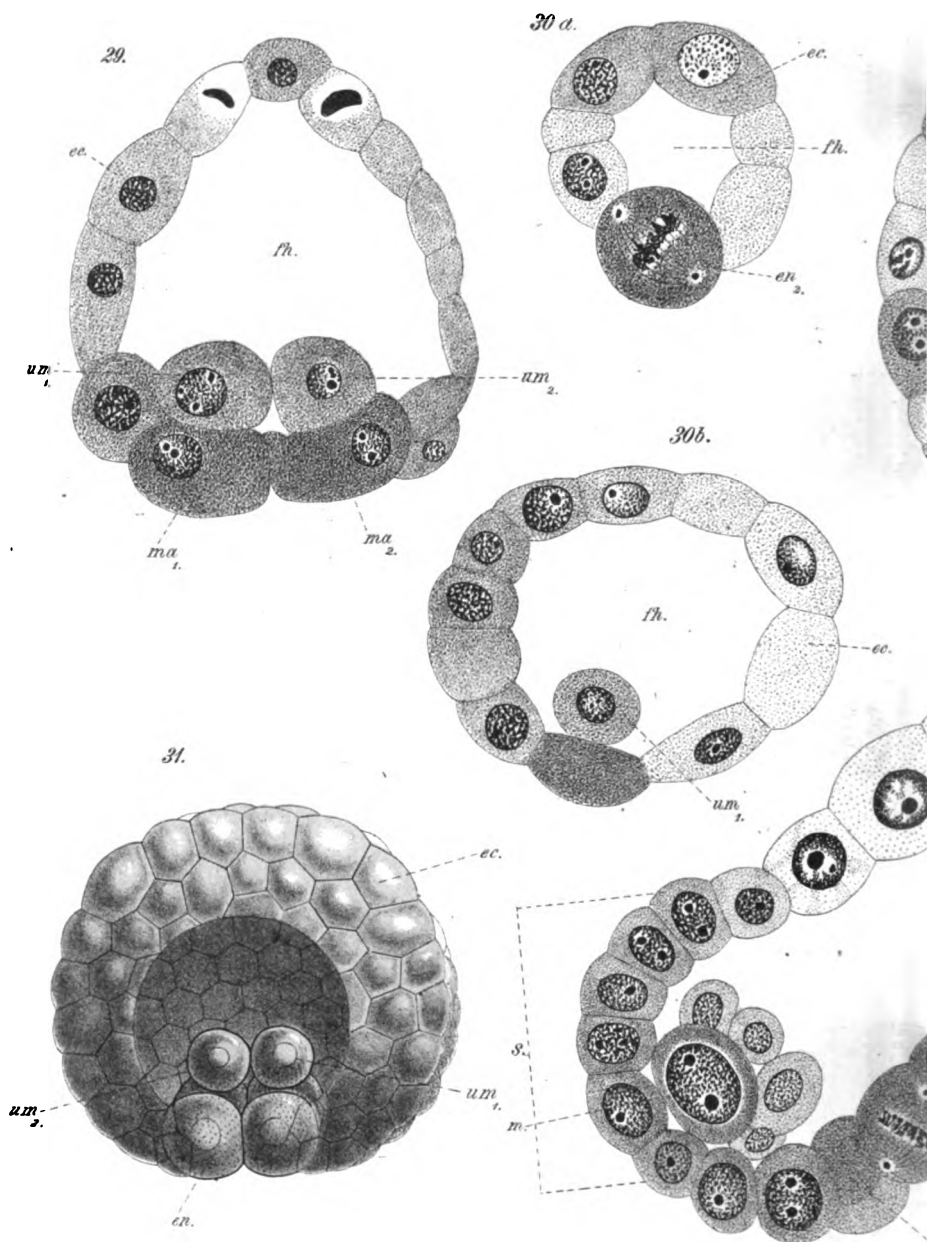
ma.

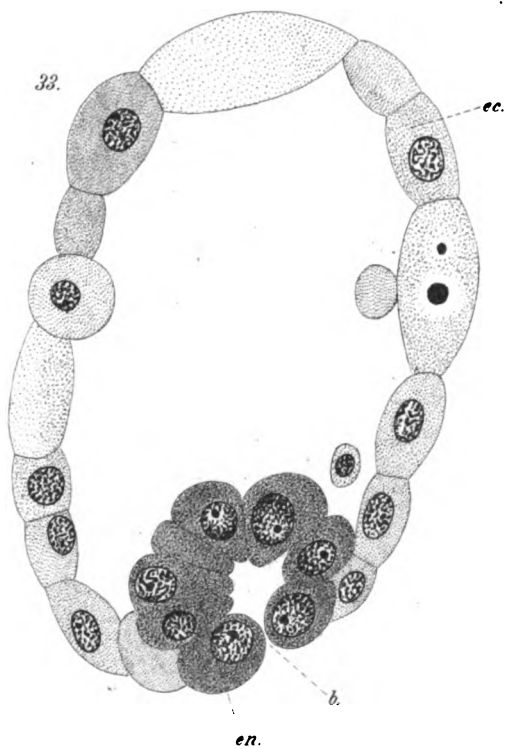
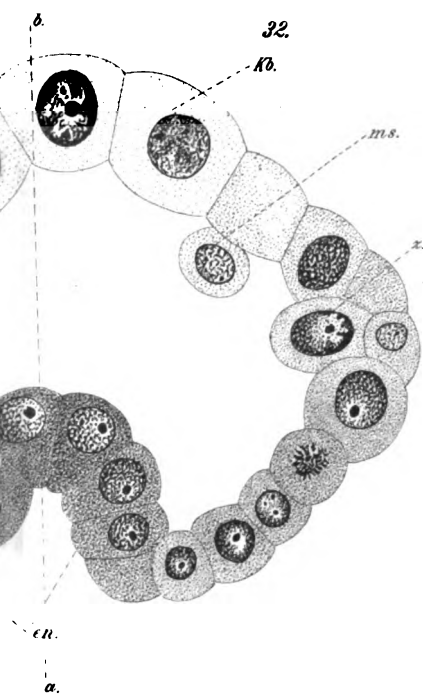
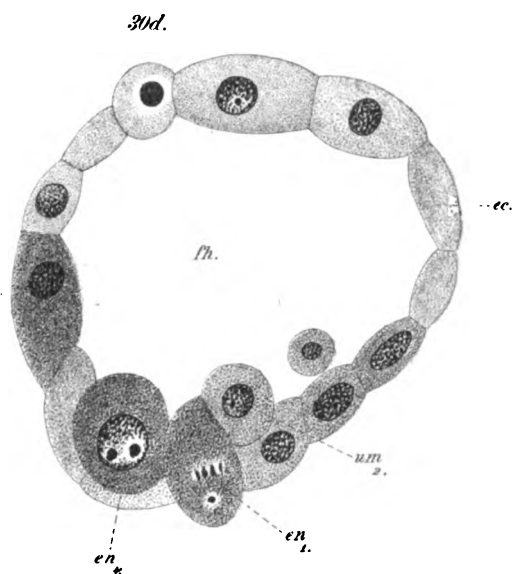
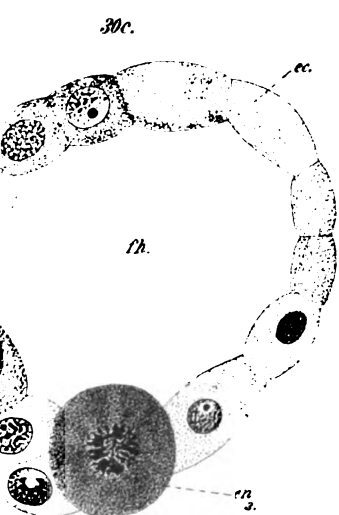


ph.











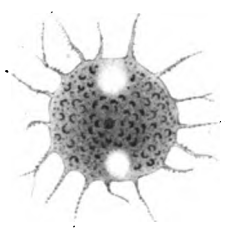




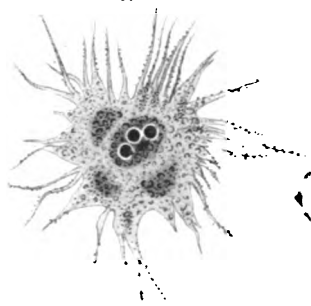
1.



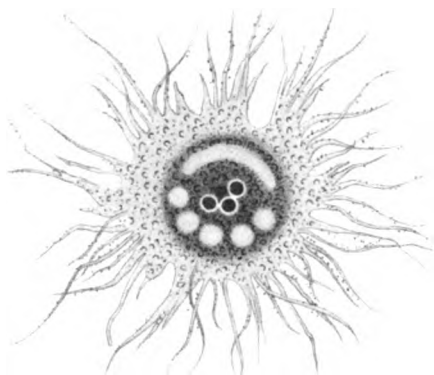
2.



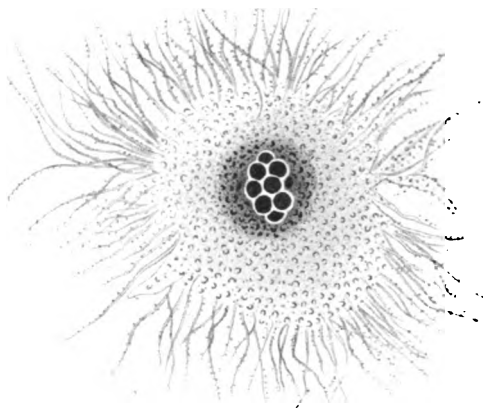
4.



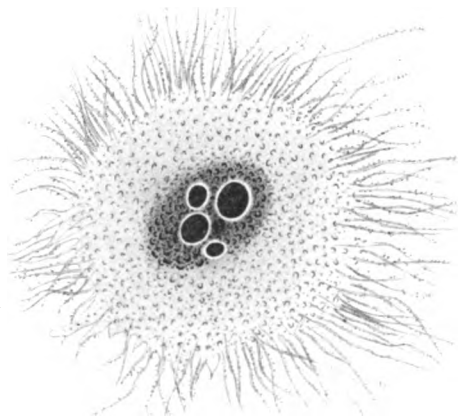
7.



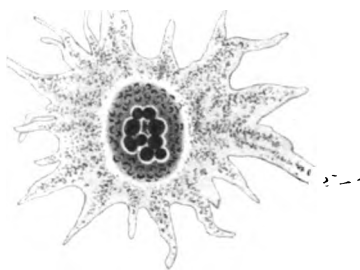
13.



9.



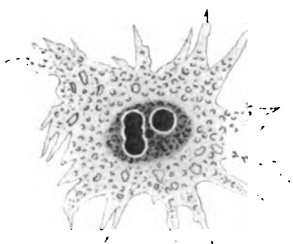
14.



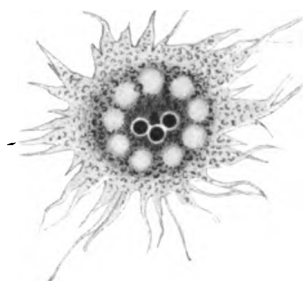
3.



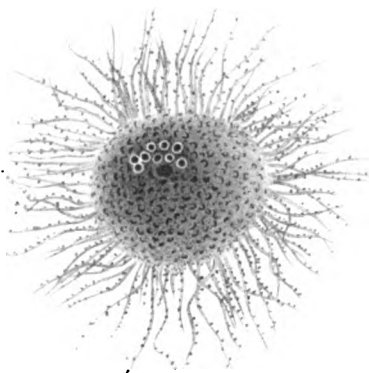
5.



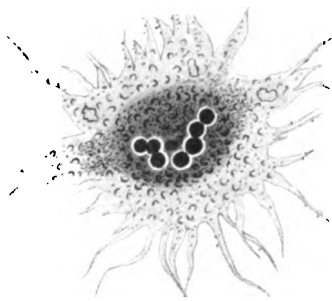
6.



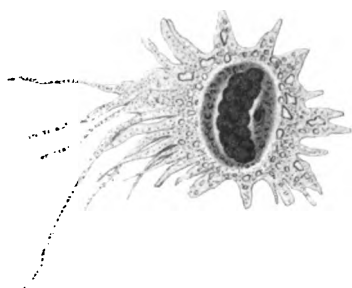
11.



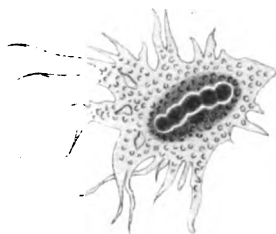
8.



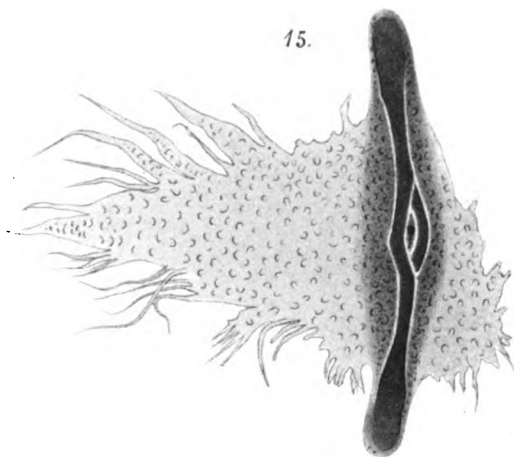
12.



10.



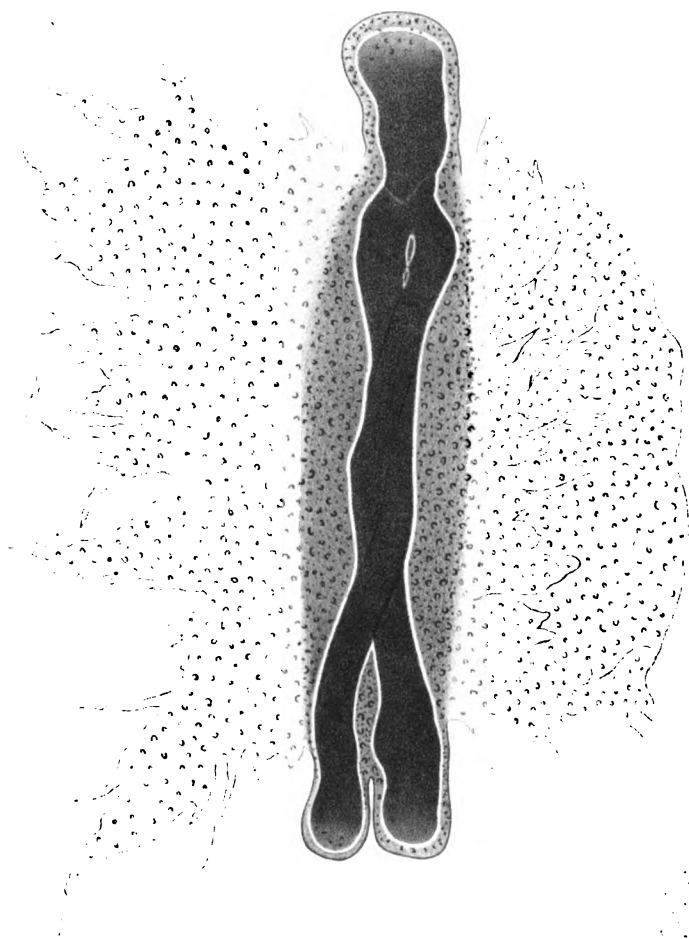
15.







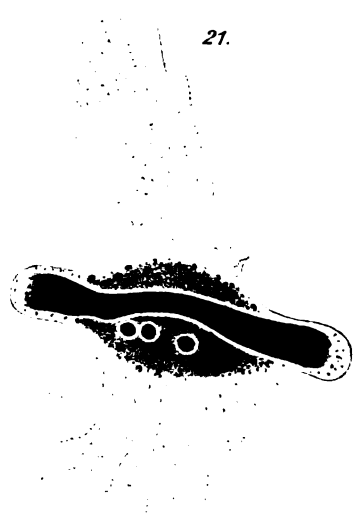
16.



18.



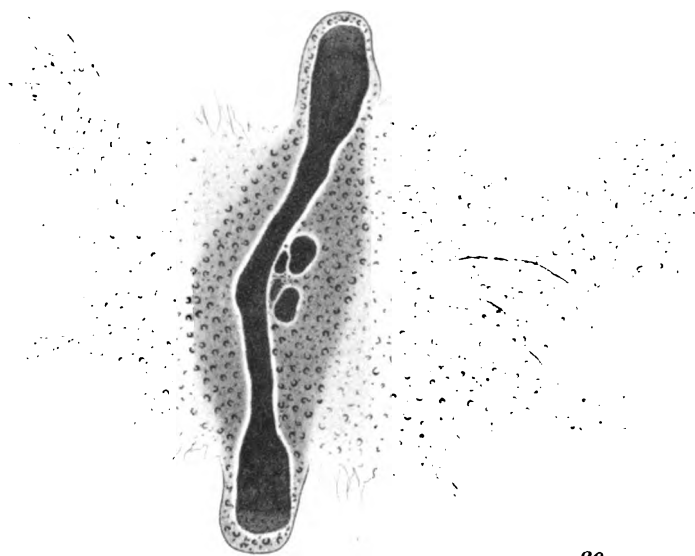
21.



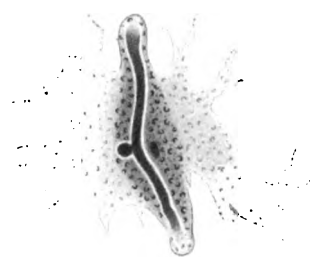
29.



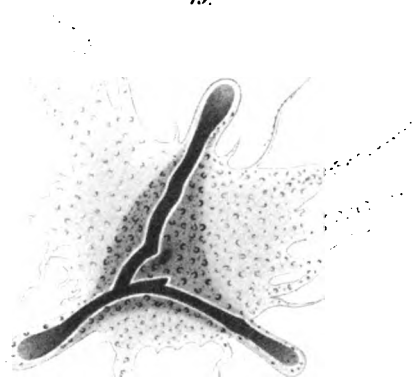
17.



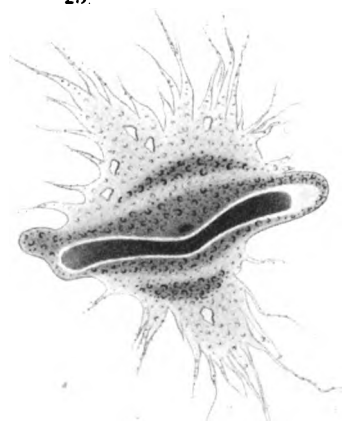
20.



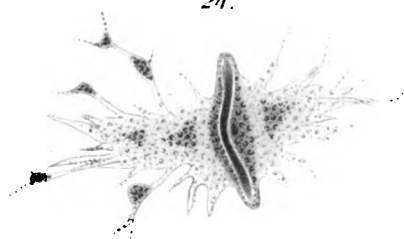
19.



23.



21.

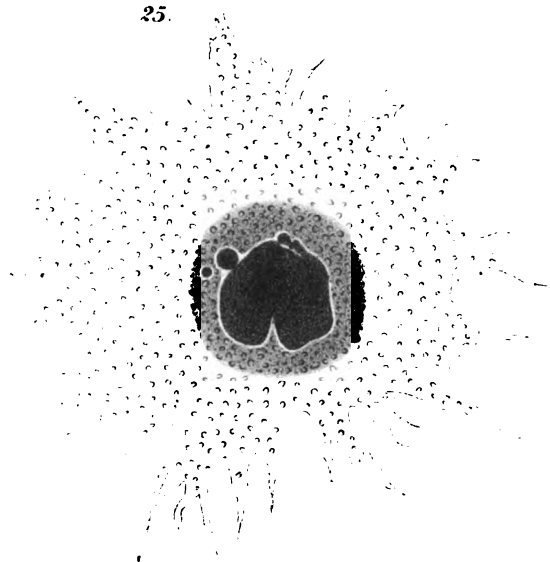




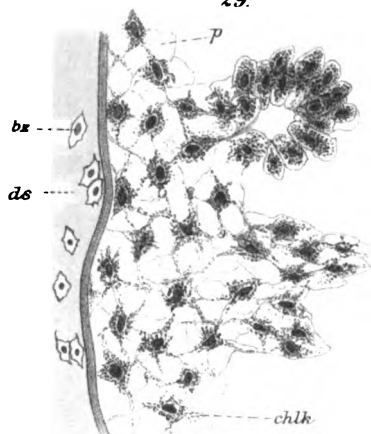




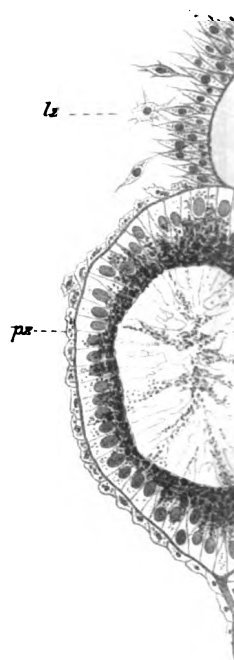
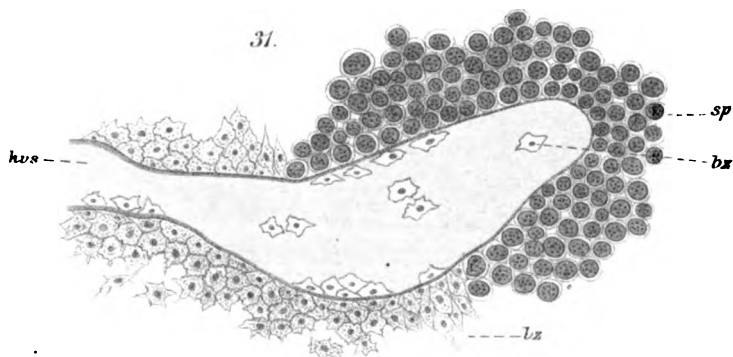
25.

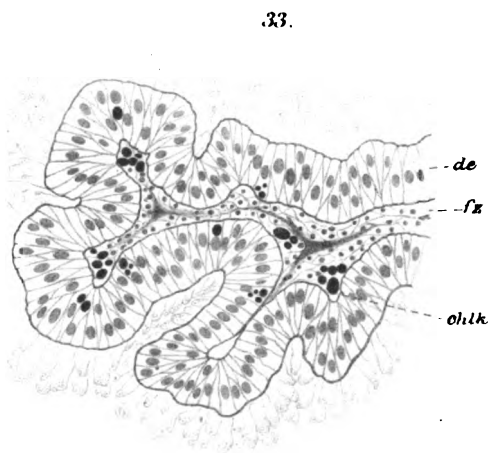
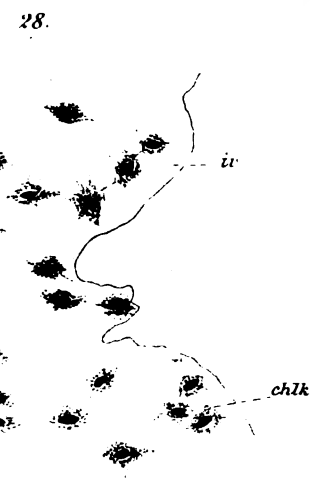
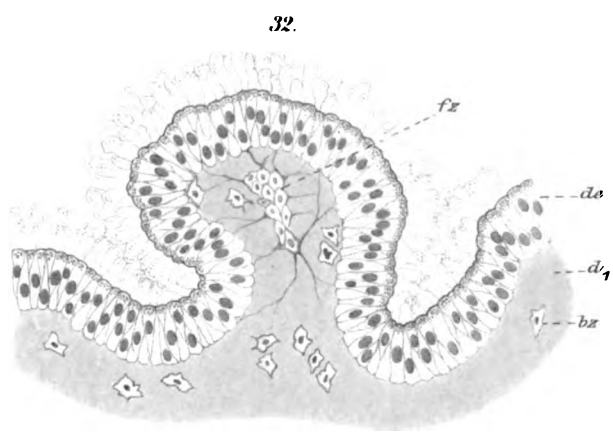
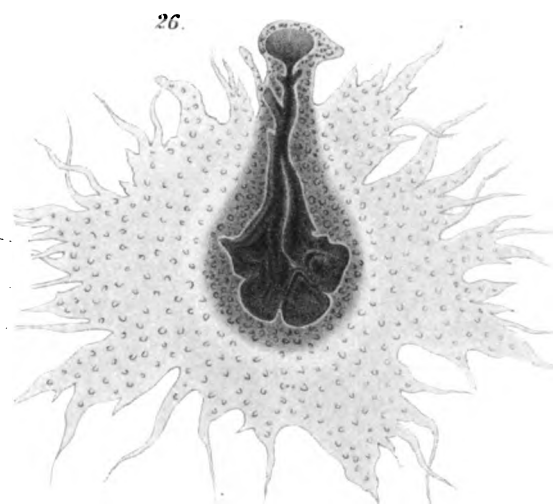


29.



31.

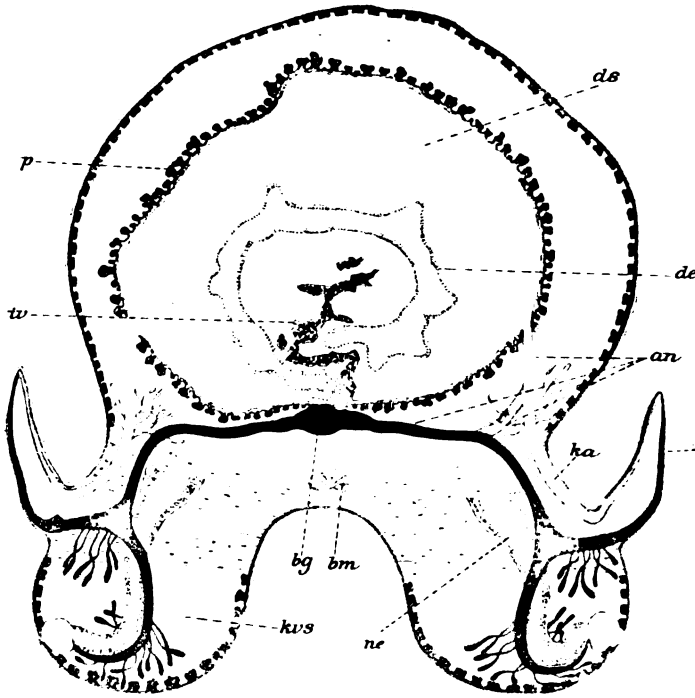




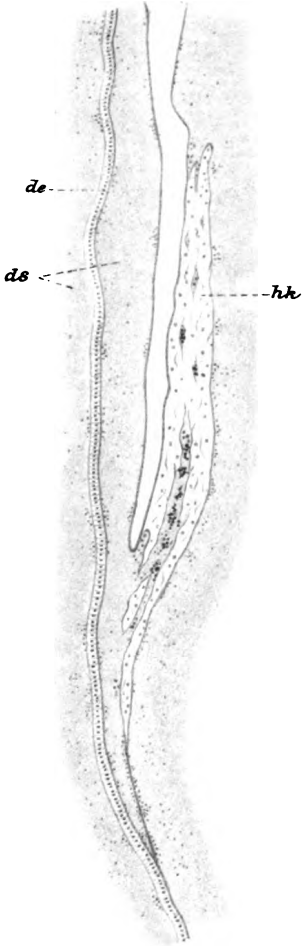




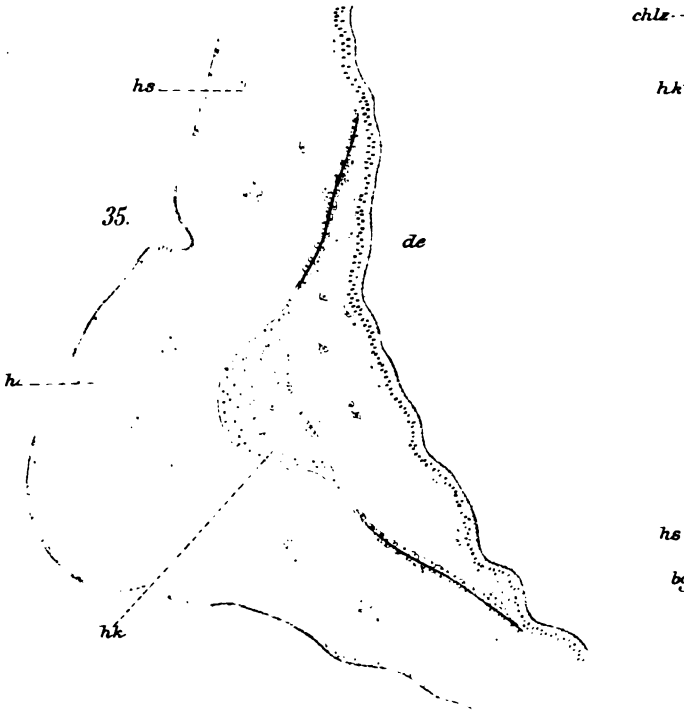
27.



34.



35.

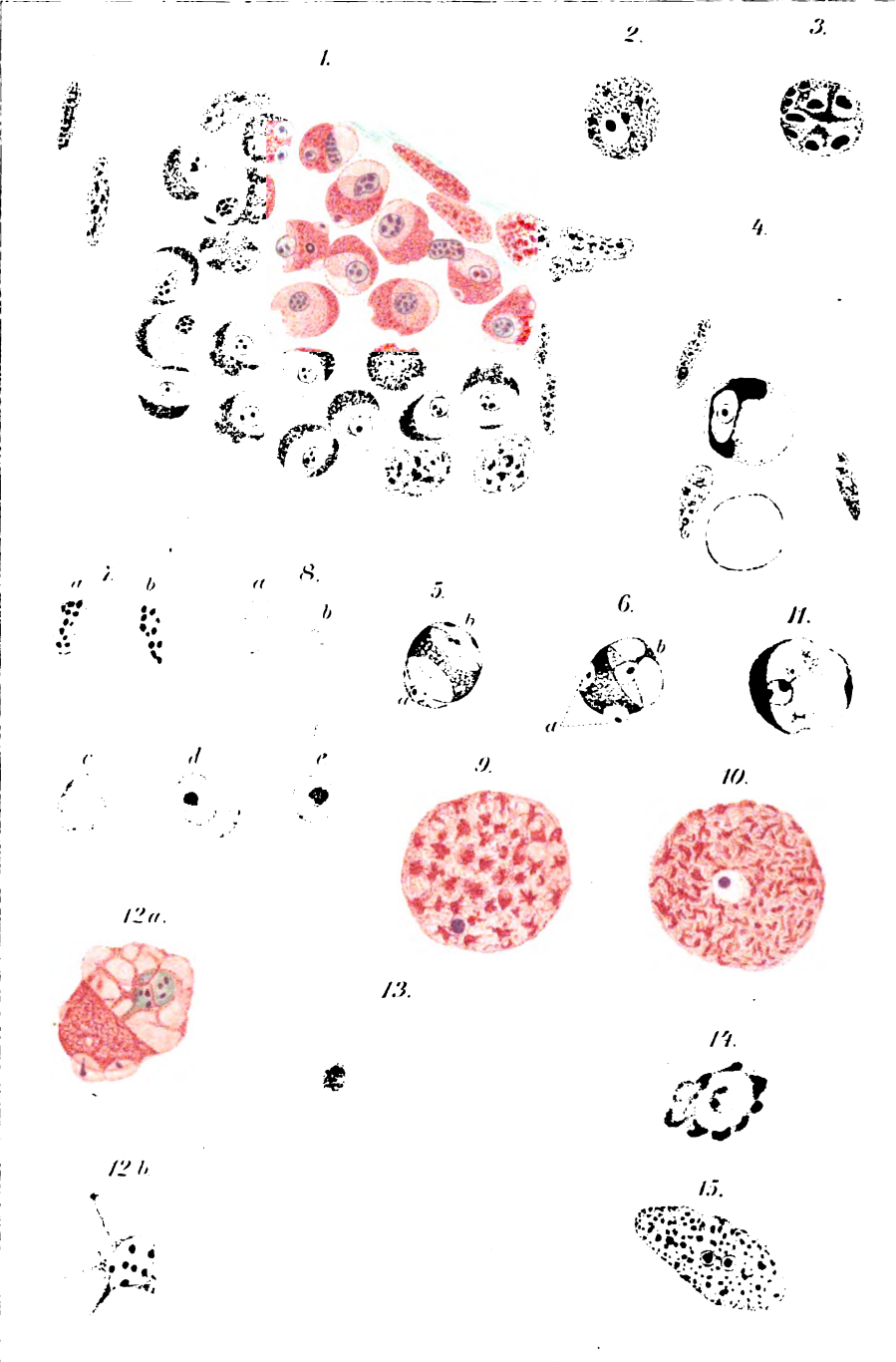












18.



19.



16.

a

b

c



20.



21.



d

e

f



22.



23.



g

h



24.



25.



17.

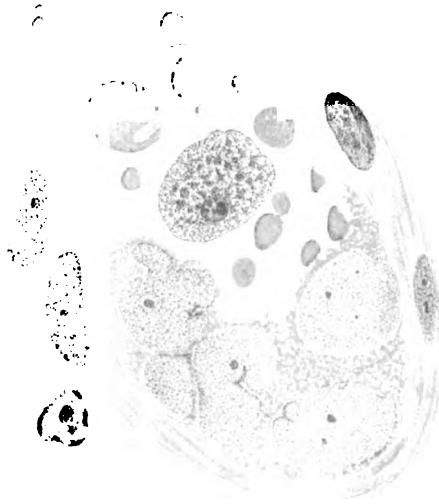
i



26.



28.



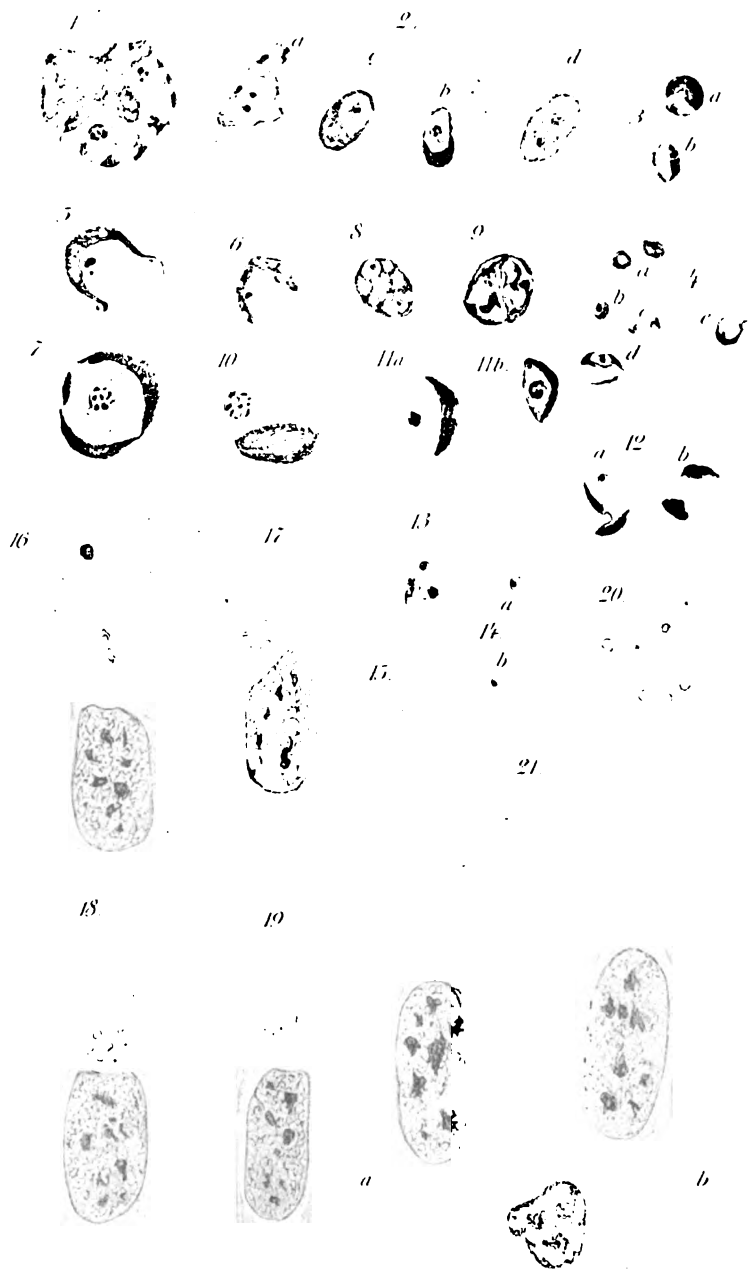
a

27

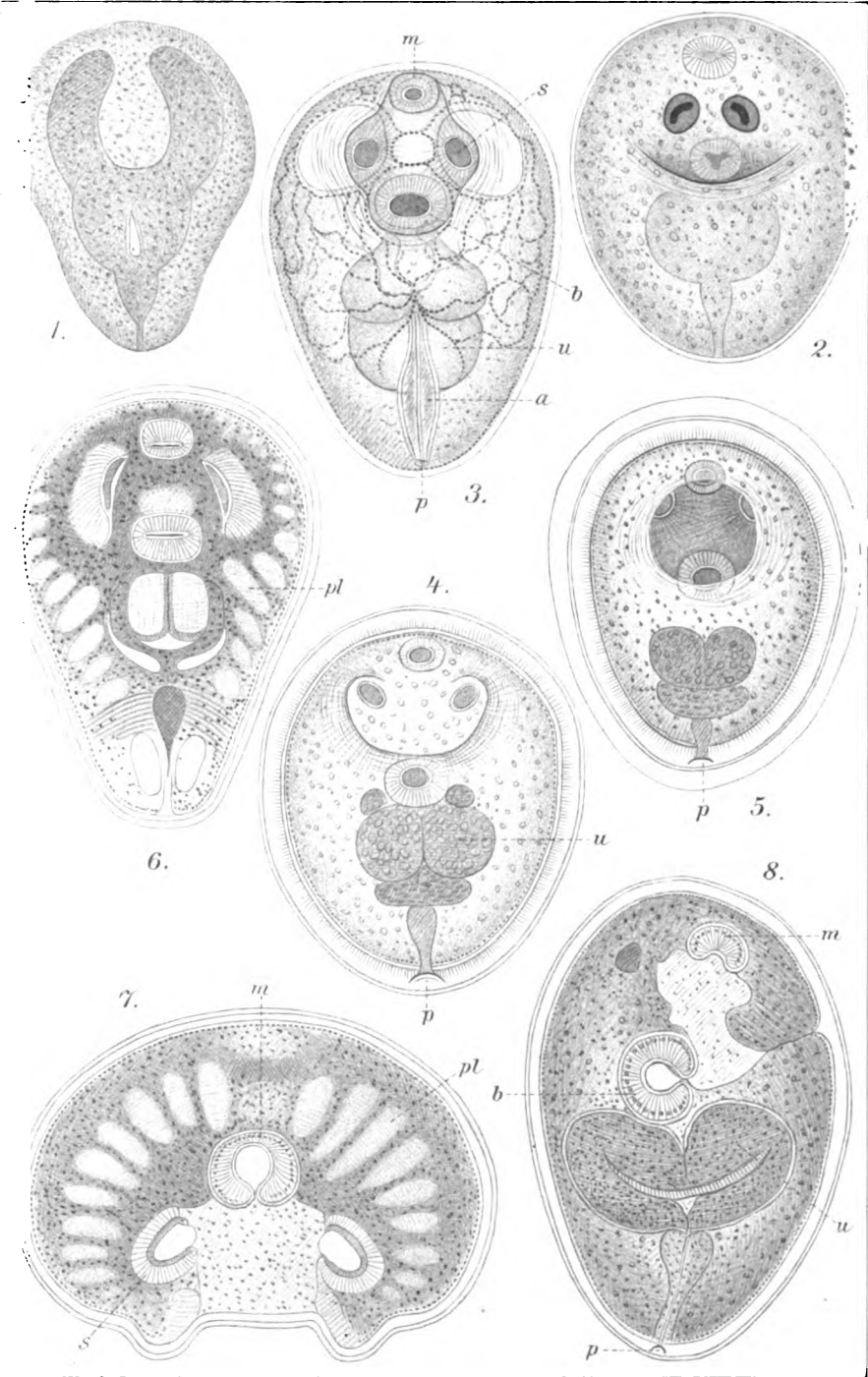
b







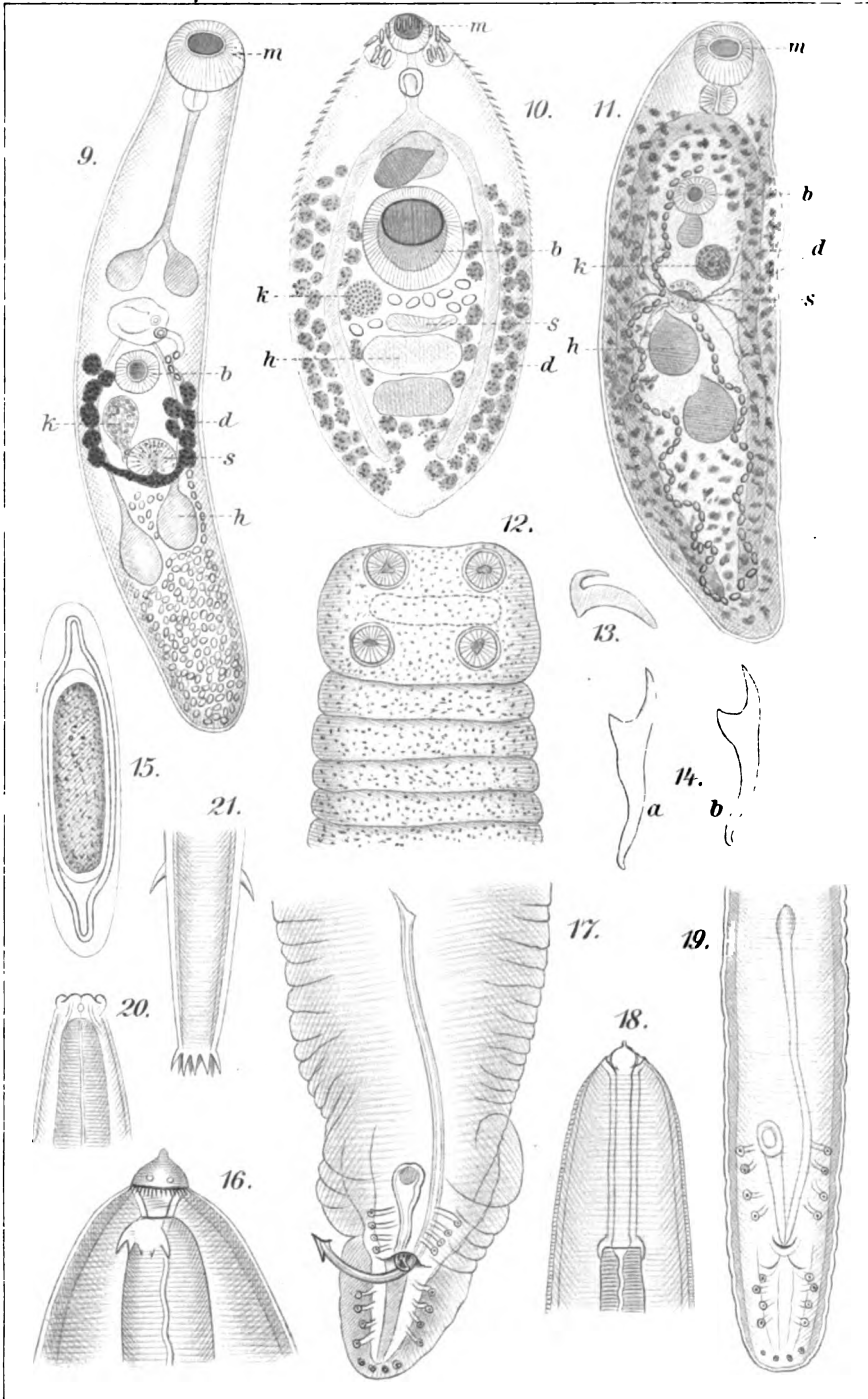




Gustav Fischer

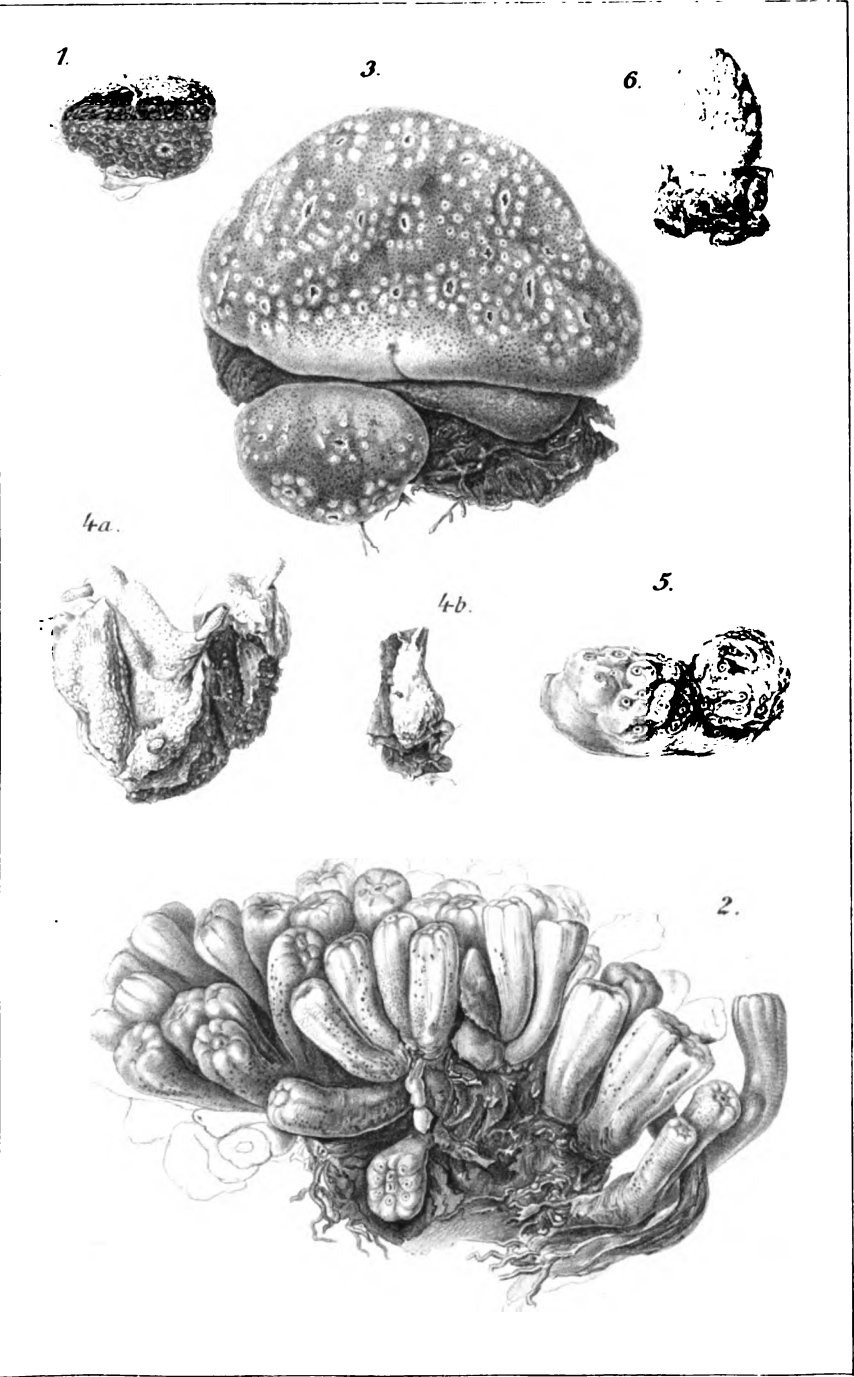
Druck









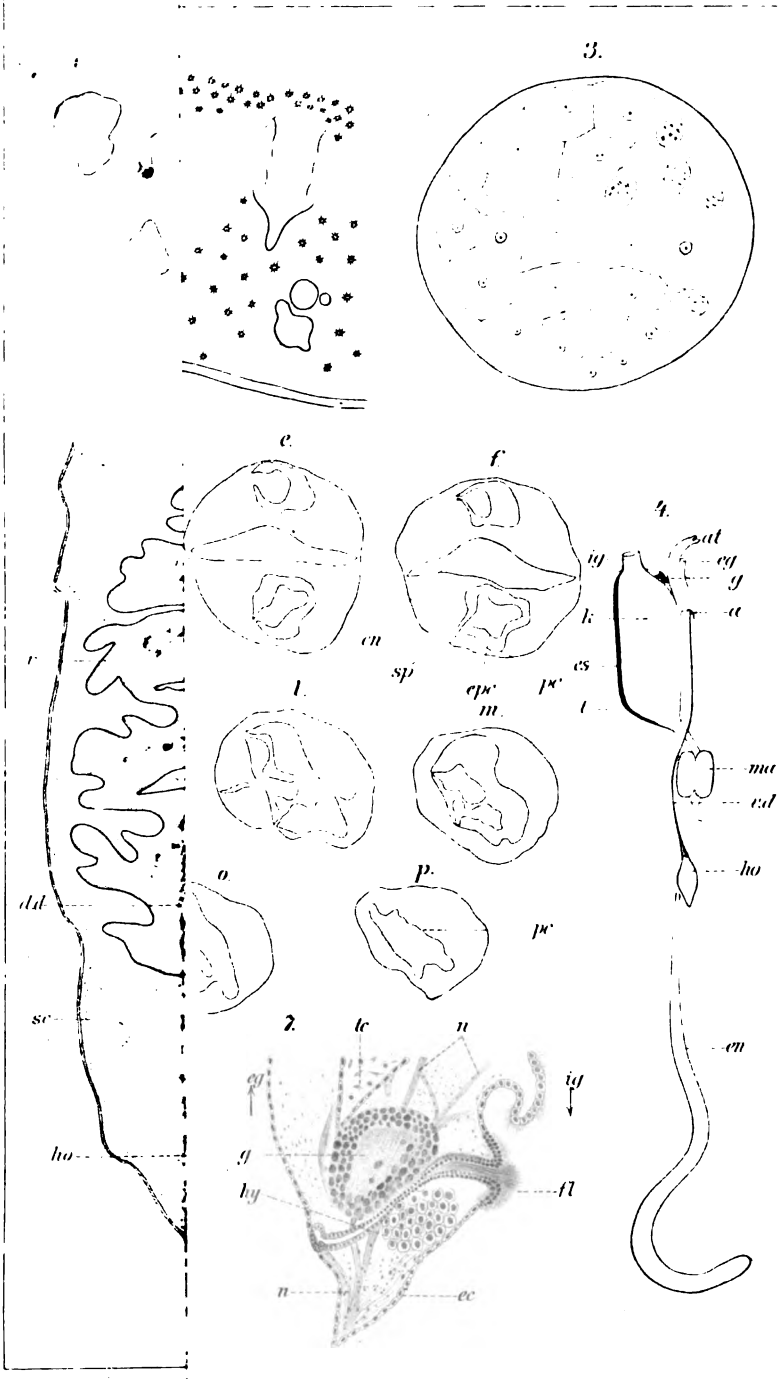


A. Giltisch del.

Verl. v. Gustav Fischer, Jena.

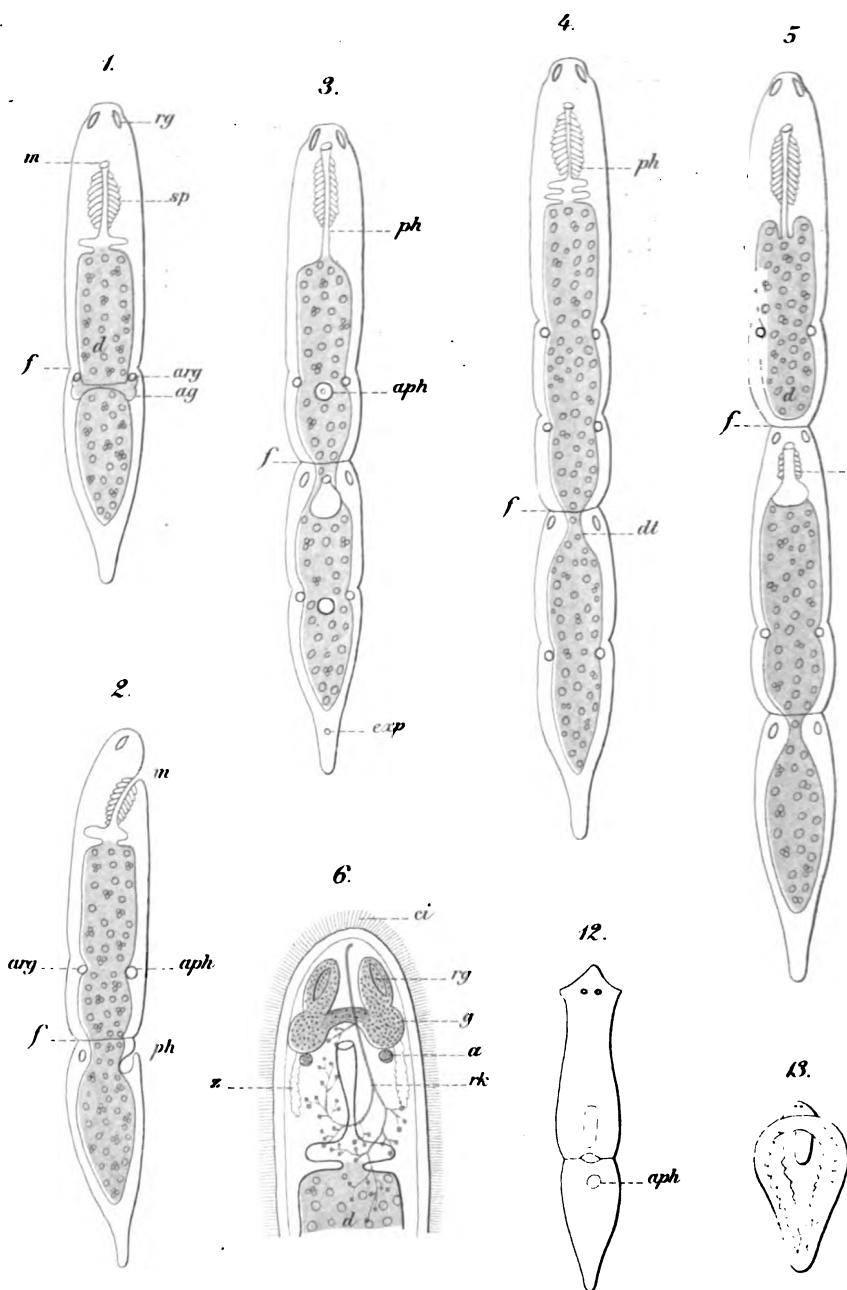
Lith. Anst. v. A. Giltisch, Jena

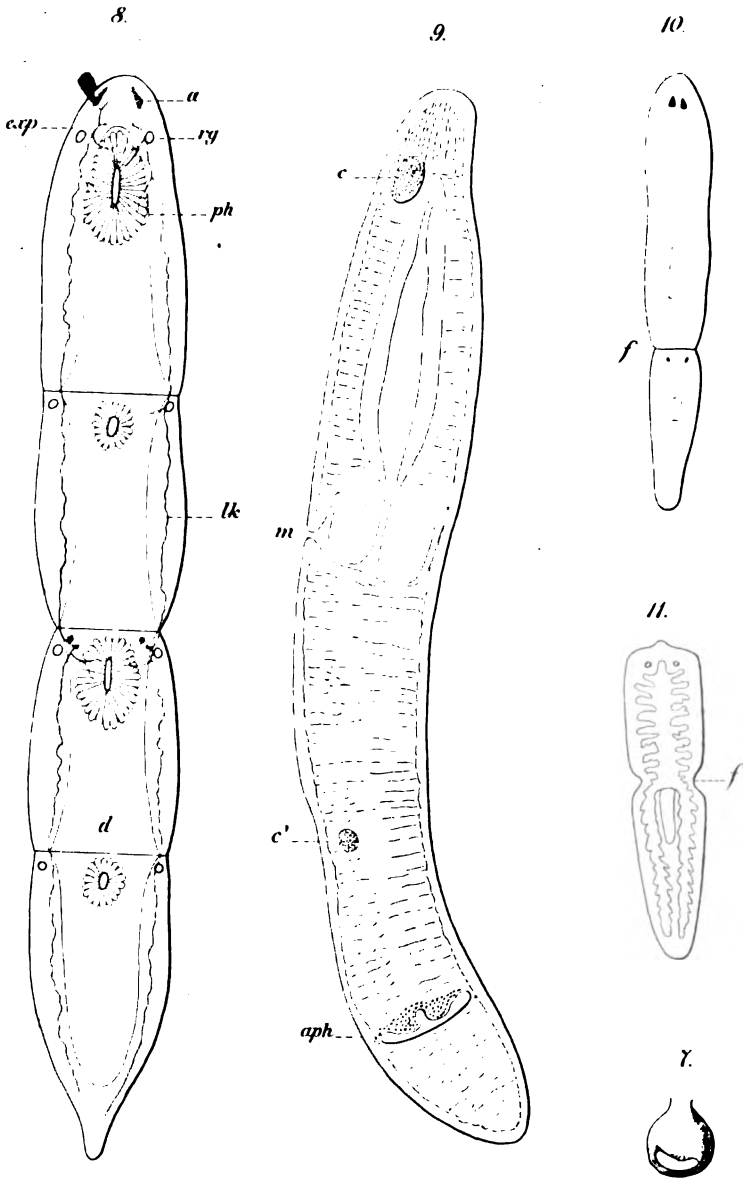








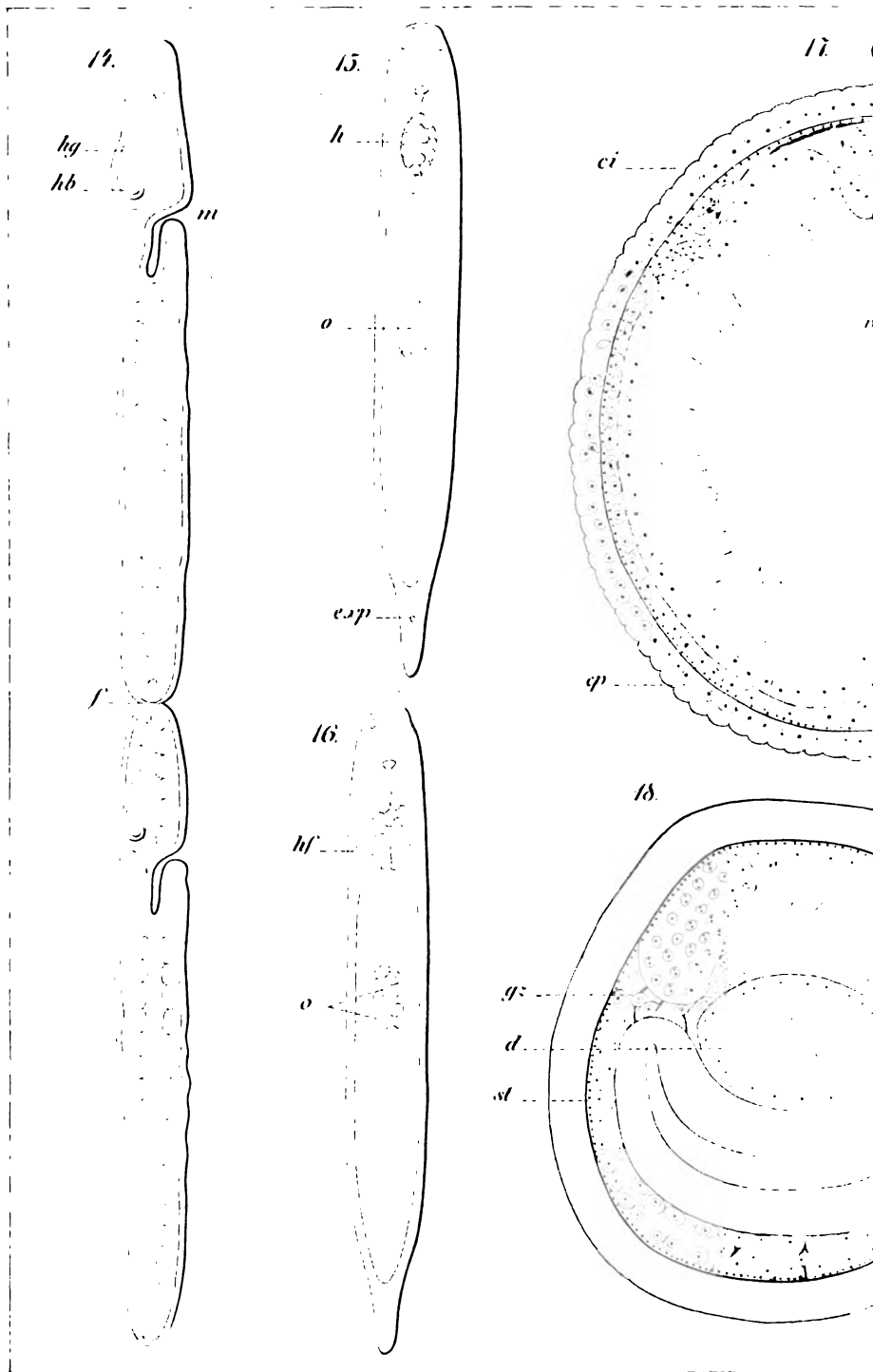


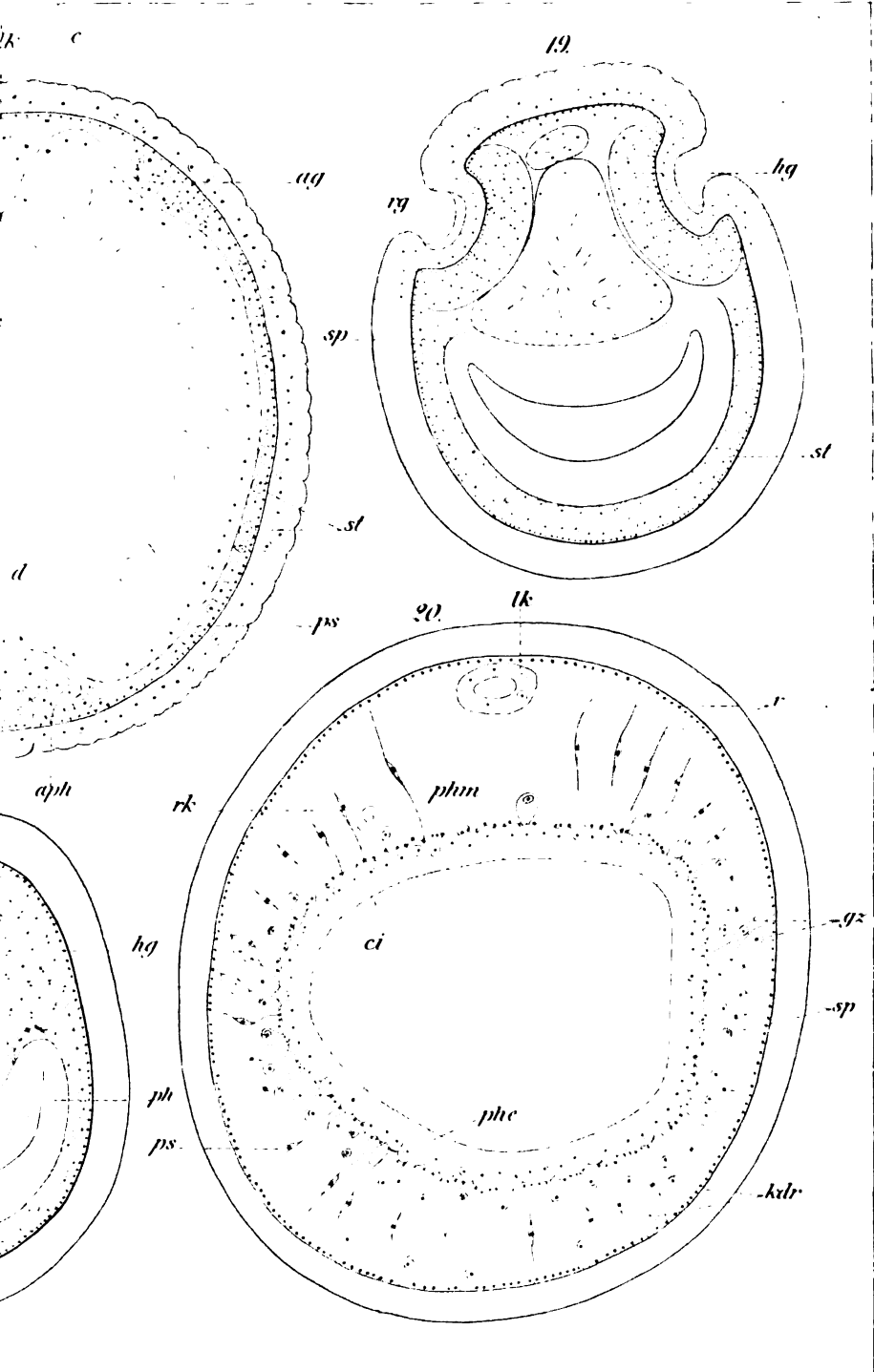






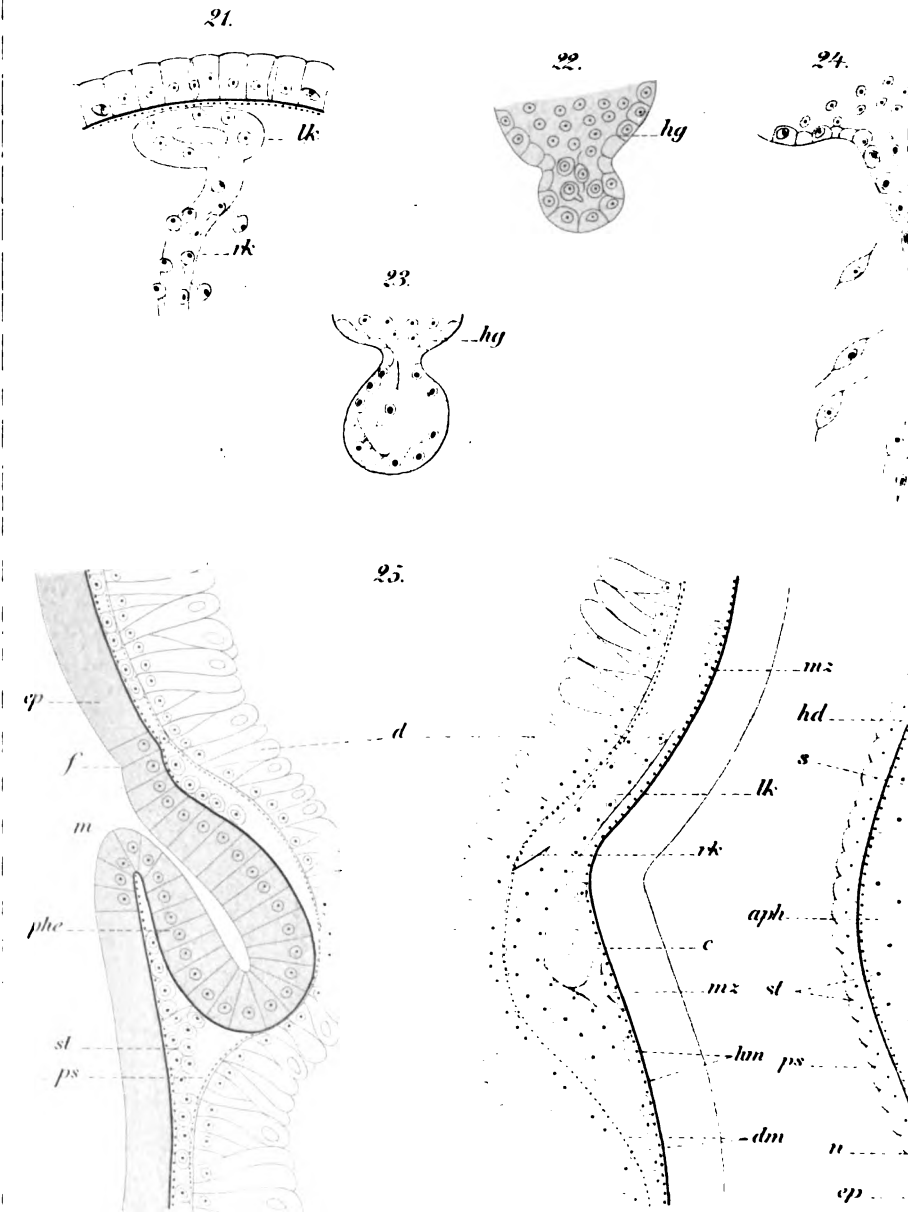


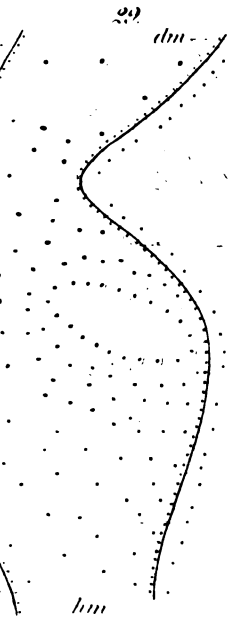
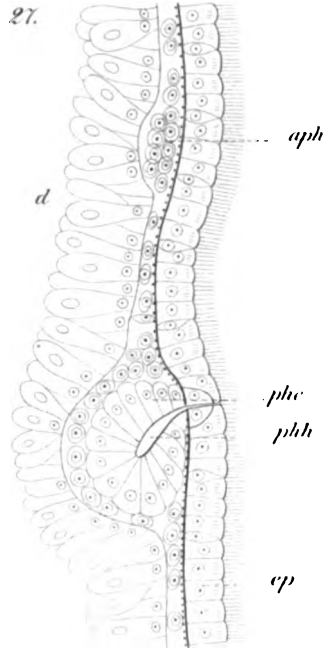
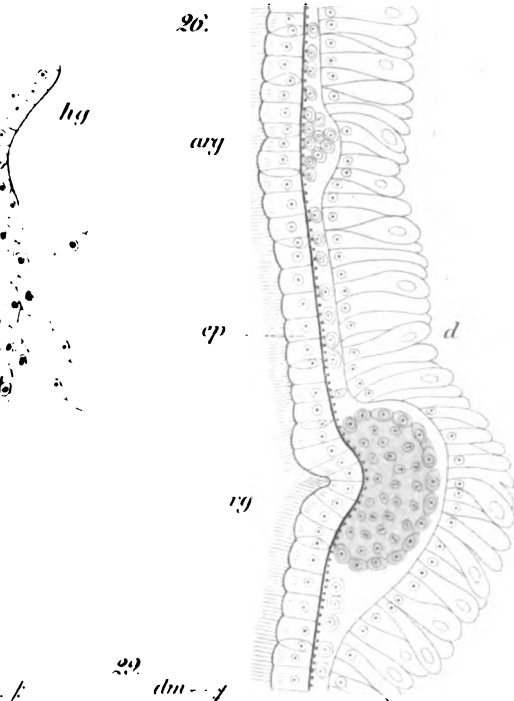






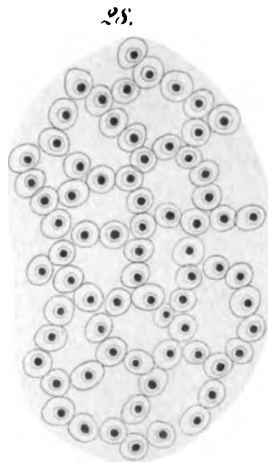






*d*

*c*









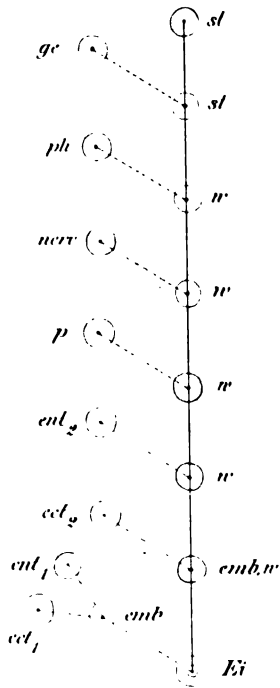
31.



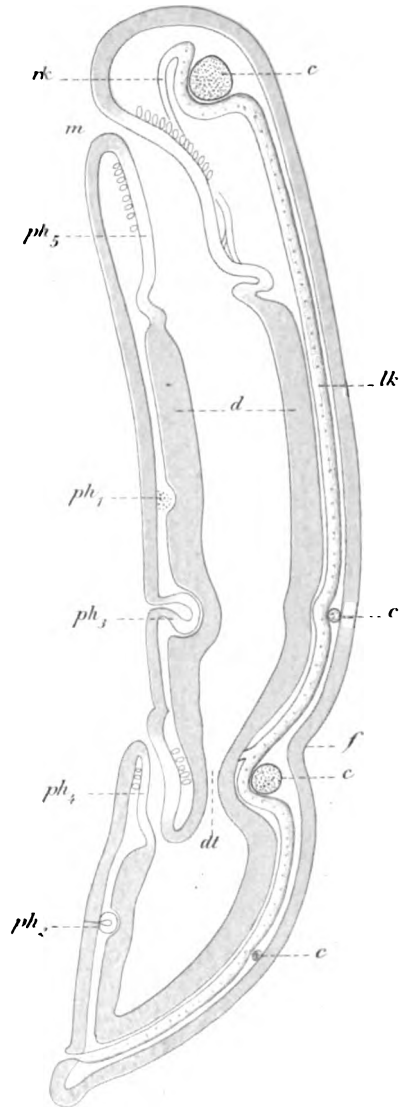
32.



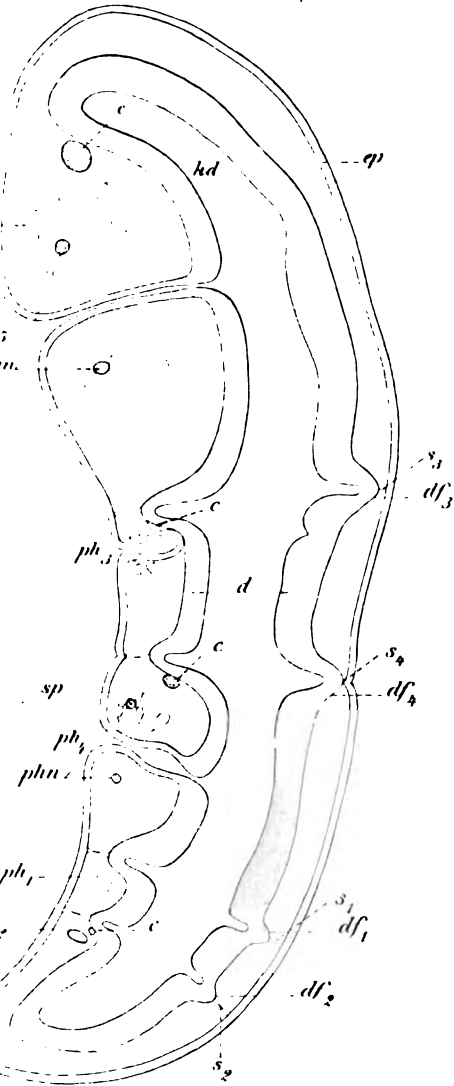
30.



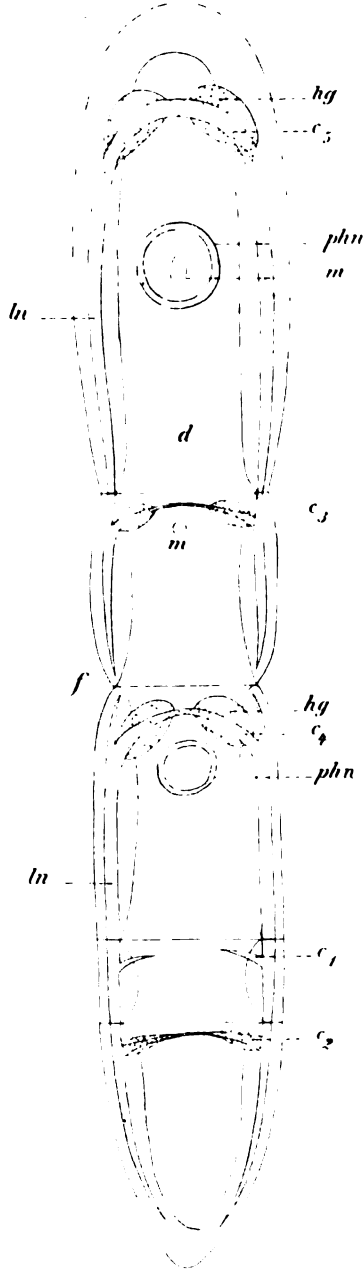
33.



34.



35.





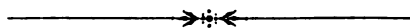
Jenaische Zeitschrift  
für  
**NATURWISSENSCHAFT**

herausgegeben  
von der  
**medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft**  
zu Jena.

---

**Achtundzwanzigster Band.**  
Neue Folge, **Einundzwanzigster Band.**  
Viertes Heft.

**Mit 6 lithographischen Tafeln und 25 Abbildungen im Texte.**



**Jena,**  
Verlag von **Gustav Fischer**  
1894.

**Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.**  
**Ausgegeben am 25. Juni 1894.**

# Inhalt.

	Seite
GOTTSCHALDT, ROB., Die Synascidien der Bremer Expedition nach Spitzbergen im Jahre 1889. Mit Tafel XXIV und XXV . . .	343
KELLER, JACOB, Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Süsswasserturbellarien. Mit Tafel XXVI bis XXIX . . . . .	370
GILCHRIST, JOHN D. F., Beiträge zur Kenntniss der Anordnung, Correlation und Funktion der Mantelorgane der Tectibranchiata. Mit 21 Figuren im Text . . . . .	408
SAMPSON, LILLIAN V., Die Muskulatur von Chiton. Mit 4 Figuren im Text . . . . .	460
DRÜNER, Dr. L., Zur Morphologie der Centralspindel . . . . .	469

---

**Verlag von Gustav Fischer in Jena.**

---

In meinen Verlag ist soeben übergegangen:

## DIE METAPHYSIK IN DER MODERNEN PHYSIOLOGIE

EINE KRITISCHE UNTERSUCHUNG  
VON  
**CARL HAUPTMANN.**

NEUE, DURCH EIN AUTORENVERZEICHNISS VERMEHRTE AUSGABE.

Preis: 8 Mark.

---

### INHALT.

#### Erster Theil.

Die Grundlegung des Dualismus in der Physiologie nach kritischer Ueberwindung des Begriffes: Lebenskraft p. 2—31. — (Hermann Lotze p. 2—8. — Paul Fluorens p. 9—31.)

#### Zweiter Theil.

Sitzt die „Seele“ allein im Grosshirn oder noch in andern Abschnitten des Centralnervensystems? p. 34—61. — (Eduard Pflüger p. 34—44. — Friedrich Goltz p. 45—61.)

#### Dritter Theil.

Sind die verschiedenen seelischen Fähigkeiten in von einander trennbaren Abschnitten des Grosshirns lokalisiert? p. 64—262. — (Eduard Hitzig p. 64—95. — Hermann Munk p. 95—240. — Friedrich Goltz p. 241—262.)

#### Vierter Theil.

Woran scheitert eine consequente Durchführung des Parallelismus von „Leib und Seele“ als eines methodologischen Principes? p. 265—313.

#### Fünfter Theil.

Leitende Gesichtspunkte für eine dynamische Theorie der Lebewesen p. 317—388.

**Verlag von Gustav Fischer in Jena.**

Soeben erschienen:

**Dr. Oscar Hertwig,**

o. ö. Professor und Director des II. anatomischen Instituts der Universität Berlin,

# **Zeit- und Streitfragen der Biologie.**

**Heft 1.**

## **Präformation und Epigenese.**

**Grundzüge einer Entwicklungstheorie der Organismen.**

Mit 4 Abbildungen im Texte. — Preis 3 Mark.

**Inhalt:**

Einleitung. — Erster Theil. Die Keimplasmatheorie und die Determinantenlehre von Weismann. Kritik der Keimplasmatheorie. A) Erster Abschnitt. Einwände gegen die Hypothese einer erbungleichen Theilung. 1) Die Einzelligen, 2) Niedere vielzellige Organismen, 3) Die Erscheinungen der Zeugung und der Regeneration bei Pflanzen und bei Thieren, 4) Die Erscheinungen der Heteromorphose, 5) Die Erscheinungen der vegetativen Affinität. Zusammenfassung der Ergebnisse des ersten Abschnitts. Bemerkungen zur Unsterblichkeitslehre der Einzelligen und des Keimplasma. B) Zweiter Abschnitt. Einwände gegen die Determinantenlehre — Zweiter Theil. Gedanken zu einer Entwicklungstheorie der Organismen. Die Zelltheilung eine Ursache für Entstehung neuer Mannigfaltigkeit. Beziehungen zwischen organischem Wachstum und Formbildung. Die Zelle in ihren Wechselbeziehungen zu anderen Zellen und zum Gesamtorganismus (als Theil eines Ganzen). Einschränkung des cellularen Princip. Die Differenzirung der Zelle, eine Function des Ortes. Bedeutung der correlativen Entwicklung. Erklärung des Geschlechtsdimorphismus. Erklärung des Polymorphismus. Bedeutung der specifischen Anlage für den Entwicklungsprocess. Vergleich der Staatenbildung mit der Entwicklung eines Organismus. Schluss. Anmerkungen und Literaturnachweise.

---

**Richard Neumeister,**

Dr. med. et phil., Privatdocent an der Universität Jena.

# **Lehrbuch der physiologischen Chemie.**

mit

**Berücksichtigung der pathologischen Verhältnisse.**

**Für Studierende und Aerzte.**

**Erster Theil.**

**1898. Preis: 7 Mark.**

**Inhalt:** Einleitung. Erhaltung von Kraft und Stoff. Das Thier- und Pflanzenleben. Abschnitt I. Die chemischen Processe in den thierischen Zellen und die Zellbestandtheile. Abschnitt II. Die Nahrungsstoffe. Abschnitt III. Die Fermente. Abschnitt IV. Die Verdauung. Abschnitt V. Die Resorption und die nächsten Schicksale der resorbierten Nahrungsstoffe. Abschnitt VI. Der Bedarf an Nahrung und die Bedeutung der Nährstoffe für den Organismus. Schluss. Die Nahrungsmittel und die Nahrung der Kulturvölker.



**Verlag von Gustav Fischer in Jena.**

Soeben erschienen:

**Camillo Golgi,**

Professor der allgemeinen Pathologie und Histologie an der Königl. Universität Pavia.

# **Untersuchungen über den feineren Bau des centralen und peripherischen Nervensystems.**

Aus dem Italienischen übersetzt von Dr. R. Teuscher in Jena.

Mit einem Atlas von 30 Tafeln und 2 Figuren im Text. Preis: 50 Mark.

**Inhalt:** I. Beitrag zur feineren Anatomie des Nervensystems. — II. Ueber den Bau der feineren Substanz des Grosshirns. — III. Ueber die feinere Anatomie des menschlichen Kleinhirns. — IV. Ueber den feineren Bau der Bulbi olfactorii. — V. Ueber die Gliome des Gehirns. — VI. Untersuchungen über den Bau der peripherischen und centralen markhaltigen Nervenfasern. — VII. Ueber den Bau der Nervenfasern des Rückenmarkes. — VIII. Ueber die feinere Anatomie der Centralorgane des Nervensystems. — IX. Anatomische Betrachtungen über die Lehre von den Hirn-Localisationen. — X. Ueber die Nerven der Sehnen des Menschen und anderer Wirbelthiere und über ein neues, nervöses, musculo-tendinöses Endorgan. — XI. Ueber den feineren Bau des Rückenmarkes. — XII. Ueber den centralen Ursprung der Nerven. — XIII. Das diffuse, nervöse Netz der Centralorgane des Nervensystems. Seine physiologische Bedeutung. — XIV. Ueber den Ursprung des vierten Hirnnerven (patheticus oder trochlearis) und eine Frage der allgemeinen Histo-Physiologie, welche sich an diesen Gegenstand knüpft.

---

**Johannes Walther,**

a. o. Professor an der Universität Jena.

# **Einleitung in die Geologie als historische Wissenschaft.**

**Erster Theil:**

**Bionomie des Meeres. Beobachtungen über die maritimen Lebensbezirke und Existenzbedingungen.**

1893. Preis: 6 Mark.


**Inhalt:** 1. Bedingungen des Lebens. 2. Die Lebensbezirke des Meeres. 3. Die Organismen des Meeres. 4. Die Facies des Meerbodens. 5. Der Einfluss des Lichtes. 6. Der Einfluss der Temperatur. 7. Der Einfluss des Salzgehaltes. 8. Gezeiten und Wellen. 9. Strömungen und Cirkulation des Meeres. 10. Die Flora des Litorals. 11. Litoralfauna. 12. Die Flora der Flachsee. 13. Die Fauna der Flachsee. 14. Aestuarien und Relictenseen. 15. Das offene Meer. 16. Die Tiefsee. 17. Die oceanischen Archipels. 18. Die geologischen Veränderungen der Meere. 19. Die Wanderungen der Tiere. 20. Die Korrelation der Lebensbezirke.

**Zweiter Theil:**

**Beobachtungen über das Leben der geologisch wichtigen Thiere.**

1893. Preis: 8 Mark 50 Pf.

**Inhalt:** 1. Die Lücken paläontologischer Ueberlieferung. 2. Foraminifera. 3. Radiolaria. 4. Spongia. 5. Anthozoa. 6. Crinoides. 7. Asteroides. 8. Echinoides. 9. Holothuria. 10. Bryozoa. 11. Brachiopoda. 12. Die geographische Verbreitung der Mollusken. 13. Lamellibranchiata. 14. Gastropoda. 15. Die Ammoniten als Leitfossilien.

 **Der dritte Theil, mit welchem das Werk vollständig wird, erscheint im Juli 1894.**

---

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 1367





UNIVERSITY OF MICHIGAN



3 9015 01643 9906

